

Uso de micorrizas y sus beneficios

Guía técnica



Uso de micorrizas y sus beneficios

Guía técnica

Publicado por
la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura
y
el Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo
Caracas, 2023

Cita requerida:

FAO y MINEC. 2023. Uso de micorrizas y sus beneficios - Guía técnica. Caracas.

<https://doi.org/10.4060/cc3969es>

Las denominaciones empleadas en este producto informativo y la forma en que aparecen presentados los datos que contiene no implican, por parte de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) ni del Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo (MINEC), juicio alguno sobre la condición jurídica o nivel de desarrollo de países, territorios, ciudades o zonas ni sobre sus autoridades, ni respecto de la demarcación de sus fronteras o límites. La mención de empresas o productos de fabricantes en particular, estén o no patentados, no implica que la FAO o el MINEC los aprueben o recomienden de preferencia a otros de naturaleza similar que no se mencionan.

Las opiniones expresadas en este producto informativo son las de su(s) autor(es), y no reflejan necesariamente los puntos de vista o políticas de la FAO ni del MINEC.

ISBN 978-92-5-137549-5 [FAO]

© FAO y MINEC, 2023



Algunos derechos reservados. Esta obra se distribuye bajo licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 3.0 Organizaciones intergubernamentales (CC BY-NC-SA 3.0 IGO; <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/igo/deed.es>).

De acuerdo con las condiciones de la licencia, se permite copiar, redistribuir y adaptar la obra para fines no comerciales, siempre que se cite correctamente, como se indica a continuación. En ningún uso que se haga de esta obra debe darse a entender que la FAO o el MINEC refrendan una organización, productos o servicios específicos. No está permitido utilizar el logotipo de la FAO o del MINEC. En caso de adaptación, debe concederse a la obra resultante la misma licencia o una licencia equivalente de Creative Commons. Si la obra se traduce, debe añadirse el siguiente descargo de responsabilidad junto a la referencia requerida: "La presente traducción no es obra de Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) o el Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo (MINEC). La FAO y el MINEC no se hacen responsables del contenido ni de la exactitud de la traducción. La edición original en español será el texto autorizado".

Toda controversia que surja en el marco de la licencia y no pueda resolverse de forma amistosa se resolverá a través de mediación y arbitraje según lo dispuesto en el artículo 8 de la licencia, a no ser que se disponga lo contrario en el presente documento. Las reglas de mediación aplicables serán las del Reglamento de Mediación de la Organización Mundial de la Propiedad Intelectual <http://www.wipo.int/amc/en/mediation/rules> y todo arbitraje se llevará a cabo de conformidad con el Reglamento de Arbitraje de la Comisión de las Naciones Unidas para el Derecho Mercantil Internacional (CNUDMI).

Materiales de terceros. Si se desea reutilizar material contenido en esta obra que sea propiedad de terceros, por ejemplo, cuadros, gráficos o imágenes, corresponde al usuario determinar si se necesita autorización para tal reutilización y obtener la autorización del titular del derecho de autor. El riesgo de que se deriven reclamaciones de la infracción de los derechos de uso de un elemento que sea propiedad de terceros recae exclusivamente sobre el usuario.

Ventas, derechos y licencias. Los productos informativos de la FAO están disponibles en la página web de la Organización (<http://www.fao.org/publications/es>) y pueden adquirirse dirigiéndose a publications-sales@fao.org. Las solicitudes de uso comercial deben enviarse a través de la siguiente página web: www.fao.org/contact-us/licence-request. Las consultas sobre derechos y licencias deben remitirse a: copyright@fao.org.

Ilustración de portada: © María Eugenia González

Índice

Agradecimientos	vi
Acrónimos y abreviaturas	vii
Introducción	1
Sección A	3
1. Los hongos que podemos encontrar en el suelo	4
2. Micorrizas	4
2.1. Simbiosis por micorrizas	4
2.2. Tipos de micorrizas	6
2.2.1. Ectomicorrizas	6
2.2.2. Ectendomicorrizas	7
2.2.3. Endomicorrizas o micorrizas arbusculares	7
2.3. Clasificación de los tipos de micorrizas	7
2.4. Taxonomía en las micorrizas arbusculares (Glomeromycota)	8
2.5. Clasificación taxonómica	9
2.6. Mecanismo de colonización de las micorrizas arbusculares	9
2.7. Proceso de colonización planta-hongos micorrízicos arbusculares	11
Sección B	17
1. Factores que afectan la colonización de micorrizas en campo	18
2. Importancia de las micorrizas arbusculares	19
3. Aplicaciones prácticas de las micorrizas arbusculares	21
4. Pasos para la preparación y uso de inóculos micorrízicos	32
5. Experiencias en la República Bolivariana de Venezuela-caso especies forestales	35
Bibliografía	39

Figura 1.	Asociación de micorrizas con la raíz de una planta a nivel microscópico	4
Figura 2.	Flujos en la asociación de micorrizas con la raíz	5
Figura 3.	Estructuras de la asociación mutualista	5
Figura 4.	Tipo de micorrizas	6
Figura 5.	Representación del micelio intercelular en una ectomicorriza	6
Figura 6.	Representación del micelio inter e intracelular endomicorrizas	7
Figura 7.	Representación tipos de colonización de las células	10
Figura 8.	Representación del proceso de germinación de las esporas, como estrategia de colonización de raíces	11
Figura 9.	Ramificación de una hifa	11
Figura 10a.	Arbúsculos de hongos micorrizicos arbusculares en raíces colonizadas	12
Figura 10b.	Vesículas de hongos micorrizicos arbusculares en raíces colonizadas	12
Figura 11.	Colonización de las micorrizas arbusculares	13
Figura 12.	Aspecto general de las esporas de hongos micorrizicos arbusculares	14
Figura 13.	Desarrollo del micelio dentro y fuera de la raíz de la planta hospedante	14
Figura 14.	Etapas en la formación de la micorriza arbuscular	15
Figura 15.	Aspectos claves de los beneficios de la simbiosis planta-hongo	19
Figura 16.	Estrategias para remediar el exceso de metales pesados en los suelos	23
Figura 17.	Forma de invasión de las células por las ectomicorrizas	27
Figura 18.	Representación cartográfica de las plantaciones forestales con pino caribe en la República Bolivariana de Venezuela	28
Figura 19.	Vista de las actividades de Mavetur en la producción de plantas micorrizadas y plantaciones de pino caribe	29
Figura 20.	Vivero de pino caribe y vista de planta de pino en vivero micorrizada	30
Figura 21.	Esquema de representación método suelo micorrizado	31
Figura 22.	Esquema de representación método Inóculo esporal o cuerpos fructíferos	31
Figura 23.	Esquema resumido del método Inóculo micelial o cultivo puro	32
Figura 24.	Esquema de disposición de capas de suelo para multiplicación de inóculos de micorrizas arbusculares	33
Figura 25.	Esquema de proceso de multiplicación de micorrizas arbusculares	34
Figura 26.	Efecto de la inoculación de especies nativas, ensayo en las comunidades kariñas de la reserva forestal Imataca	36

Cuadros

Cuadro 1.	Clasificación de los tipos de micorrizas	8
Cuadro 2.	Cuadro comparativo entre las ectomicorrizas y micorrizas arbusculares	8
Cuadro 3.	Breve reseña de factores bióticos y abióticos que influyen en la relación planta-A	18
Cuadro 4.	Descripción breve de beneficios de la asociación micorrizas arbusculares-planta	20
Cuadro 5.	Principales funciones, servicios ecosistémicos y beneficios al productor de las micorrizas arbusculares	21
Cuadro 6.	Especies nativas utilizadas en ensayos realizados por Cáceres (2021) en las comunidades kariña de la reserva forestal Imataca	36

Agradecimientos

Esta publicación fue realizada por el proyecto “Ordenación forestal sustentable y conservación de bosques en la perspectiva ecosocial” del Gobierno de la República Bolivariana de Venezuela, a través del **Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo-Minec**, implementado por la **Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación la Agricultura-FAO** y financiado por el **Fondo para el Medio Ambiente Mundial-FMAM**

Contó con la dirección de Jesús A. Cegarra, Coordinador técnico del proyecto.

La orientación general estuvo a cargo de Ernesto Arends, Asistente técnico del Componente 3.

Contenido originado por: Karina Peña, estudiosa del área forestal con la contribución sustancial de Alicia Cáceres experta del área.

Revisión técnica realizada por:

Barbara Jarschel, Consultora Técnica Líder del proyecto (FAO-RLC).

Renzo Silva, especialista del área forestal

Y por el equipo técnico del Minec, liderado por:

Zoraima Echenique, Directora General de Patrimonio Forestal y por Danmar Herrera, jefa de la Unidad de investigación del Ministerio del Poder Popular para el Ecosocialismo.

Para su efectiva publicación, contó con la supervisión de Liliam Lara M. Asistente técnico del Componente 4, responsable del área de monitoreo, evaluación y disseminación del proyecto.

Edición general realizada por: Rosa Elena Betancourt

Diseño y diagramación: María Eugenia González

Equipo de comunicación y disseminación del proyecto.

Ilustraciones realizadas por: Katty Rojas y Miguel Salinas.

Acrónimos y abreviaturas

HMA	Hongos micorrizicosarbusculares
MA	Micorrizas arbusculares
MP	Metales pesados
OH-	Hidróxido (OH ⁻), anión formado por un átomo de oxígeno y otro de hidrógeno.
-SH	Proteínas con grupos tiol
VAM	Micorrizas vesiculares-arbusculares



Introducción

Los suelos están compuestos por gran cantidad de microorganismos y nutrientes que garantizan su consideración como uno de los mayores reservorios de biodiversidad, estos organismos del suelo desempeñan una función fundamental en la prestación de muchos servicios ecosistémicos.

En la actualidad, el uso de microorganismos benéficos en la agricultura y el manejo de bosques naturales y plantados, es primordial para la sostenibilidad de los ecosistemas, en correspondencia se ha incrementado su uso, como es el caso de las bacterias promotoras de crecimiento vegetal, bacterias fijadoras de nitrógeno, los microorganismos solubilizadores de fosfato y los hongos formadores de micorrizas arbusculares. Por lo anterior, es importante entender la microbiota del suelo, teniendo claro que todos los microorganismos que allí habitan, realizan una serie de funciones imprescindibles para mantener la productividad, diversidad y estructura de las comunidades vegetales.

Entre los organismos más abundantes y existentes en el suelo, encontramos las micorrizas, que es el término utilizado para describir globalmente toda una serie de estructuras formadas por asociaciones que se establecen entre varios géneros de hongos del suelo y las raíces de la mayoría de las plantas vasculares, e incluso algunas plantas no vasculares (Abate y Müller, 2016).

En este caso se resalta que las micorrizas son parte integral del suelo y destacan las endomicorrizas o micorrizas arbusculares, muy comunes en la naturaleza, estando en la mayoría de los suelos y asociadas al 90% de las plantas de la tierra, y en los últimos años se ha evidenciado que estos juegan un papel crucial en los procesos ecológicos y los ciclos biogeoquímicos de los ecosistemas terrestres (Romero, 2015).

En esta asociación planta-hongo (simbiótica mutualista), las plantas le proporcionan a los hongos carbohidratos (azúcares), producto de la fotosíntesis y un micro hábitat para completar su ciclo de vida; mientras que los hongos, les permite a las plantas incrementar su capacidad de absorber agua y nutrientes minerales esenciales, fortalecen sus mecanismos de defensas contra organismos patógenos e insectos, incremento de la resistencia a la sequía, salinidad, metales pesados, contaminación y deficiencia de nutrimentos minerales, contribuyendo así a favorecer el crecimiento de las plantas y a reducir el requerimiento de aplicación de fertilizantes.

Así tenemos que las micorrizas arbusculares, se constituyen como un valioso recurso natural involucrado en numerosos servicios ecosistémicos y beneficios al productor, jugando un papel crucial para hacer frente a diversos problemas ambientales, bondades que hacen que las plantas micorrizadas sean de gran importancia para las prácticas sostenibles agrícolas, forestales, agroforestales, agrosilvopastoriles y en los programas de restauración ambiental.

En este contexto, el uso de las micorrizas arbusculares, podría ser una herramienta útil y de gran importancia económica para acercarnos a una agricultura y gestión forestal sustentable.

Debido a ello, se presenta esta guía que contribuye a informar y promover sobre las micorrizas arbusculares (MA), su importancia para la producción agrícola y forestal, el potencial que éstas ofrecen y su uso práctico, los beneficios para las plantas y aspectos claves sobre su crecimiento, desarrollo y fitosanidad.



Sección A



Sección A

1. Los hongos que podemos encontrar en el suelo

Los hongos son seres dependientes que no tienen clorofila, por lo que obtienen su energía a través de la descomposición de la materia orgánica del sustrato en el que se desarrollen. Estos hongos los podemos clasificar en:

Saprófitos: junto a las bacterias y otros microorganismos, son capaces de atacar la lignina y la celulosa de los vegetales, poniendo a disposición de las plantas los nutrientes necesarios para su desarrollo.

Patógenos: son aquellos que obtienen sus nutrientes de una planta a la que debilitan y pueden llegar a matar.

Simbióticos: al igual que los anteriores también obtienen nutrientes de una planta pero, a diferencia de los anteriores, se benefician el uno del otro, de tal forma que ninguno sale perjudicado, sino todo lo contrario.

De todas las relaciones simbióticas del suelo, los hongos micorrízicos mantienen una estricta dependencia con la planta estableciendo una asociación mutua entre las raíces y el hongo del que se sirven ambas especies. Se trata de los hongos formadores de micorrizas.

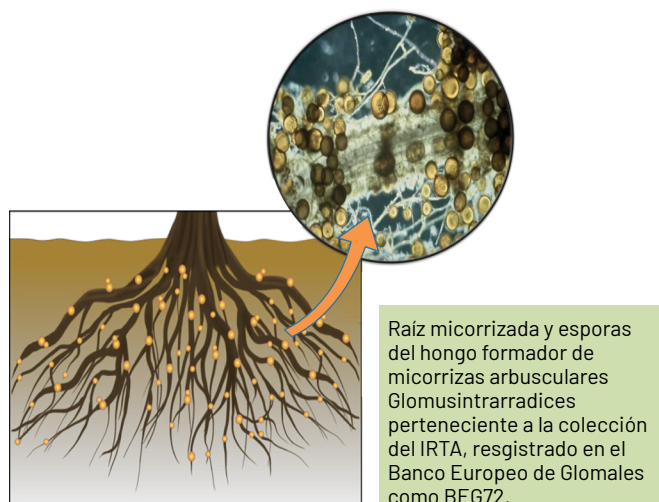
2. Micorrizas

El término micorriza deriva de los vocablos griegos *mykosal rhiza*, que significan respectivamente "hongo" y "raíz" y fue adoptado por primera vez en 1885 por Albert Bernard Frank, patólogo forestal alemán, al estudiar las raíces de algunos árboles de los bosques templados de Norteamérica. Para 1900, el botánico francés Bernard resaltó la importancia de las micorrizas y las define como "órganos de absorción dobles que se forman cuando los hongos simbiotes viven dentro de los órganos de absorción sanos (raíces, rizomas o talos) de las plantas terrestres, acuáticas o epífitas" (Frank y Trappe, 2005).

2.1. Simbiosis por hongos micorrízicos

Las micorrizas representan asociaciones simbióticas que se producen entre algunos hongos del suelo y las raíces de las plantas (Figura 1).

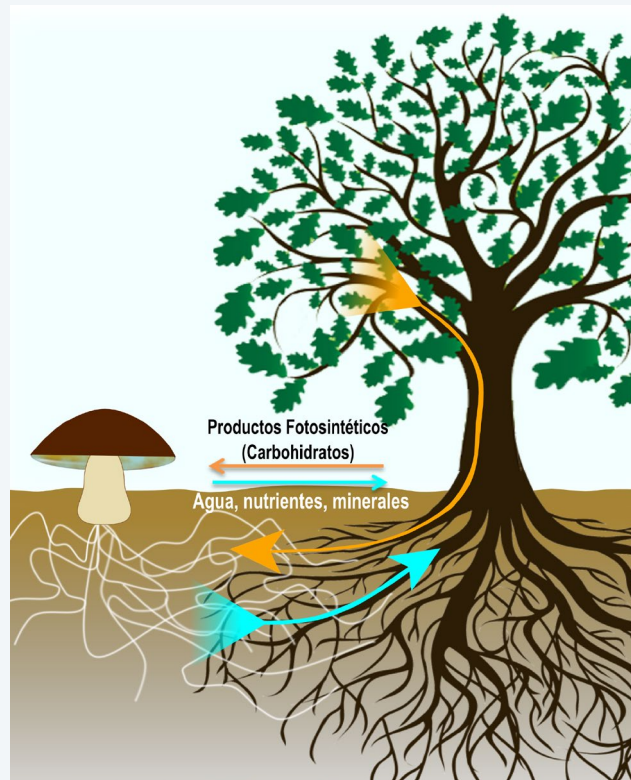
Figura 1. Asociación de micorrizas con la raíz de una planta a nivel microscópico



Fuente: adaptado de Camprubí, et al (s.f).

En esta asociación (Figura 2), las plantas le proporcionan a los hongos carbohidratos (azúcares), producto de la fotosíntesis y un micro hábitat para completar su ciclo de vida; mientras que los hongos, le permite a las plantas aumentar su capacidad de absorber agua y nutrientes minerales esenciales como el fósforo (P), el zinc (Zn), el manganeso (Mn) y el cobre (Cu), así como fortalecer sus mecanismos de defensas contra organismos patógenos (Johnson y Jansa, 2017).

Figura 2. Flujos en la asociación de micorrizas con la raíz

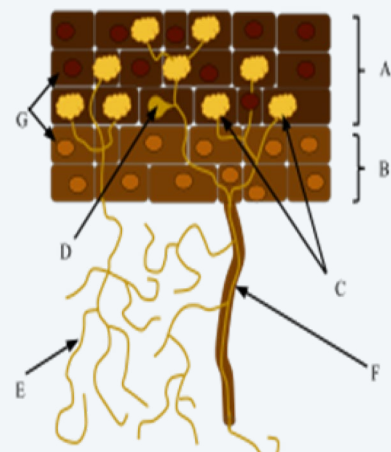


Fuente: adaptado de: <https://www.lifeder.com/micorrizas/>.

Con esta asociación, hongo y planta, salen mutuamente beneficiados, por lo que se considera una simbiosis de carácter mutualismo. En tal relación, se dice que tanto las plantas mismas como las partes de las raíces que albergan los hongos son micorrizas.

En este mutualismo, Hoeksema *et al.* (2018), señala que las hifas de hongos (E) aumentan el área de superficie de la raíz y la absorción de nutrientes clave, mientras que la planta suministra a los hongos carbono fijo (A = corteza de la raíz, B = epidermis de la raíz, C = arbuscúlos, D = vesícula, F = pelo de raíz, G = núcleos) como puede observarse en la Figura 3.

Figura 3. Estructuras de la asociación mutualista

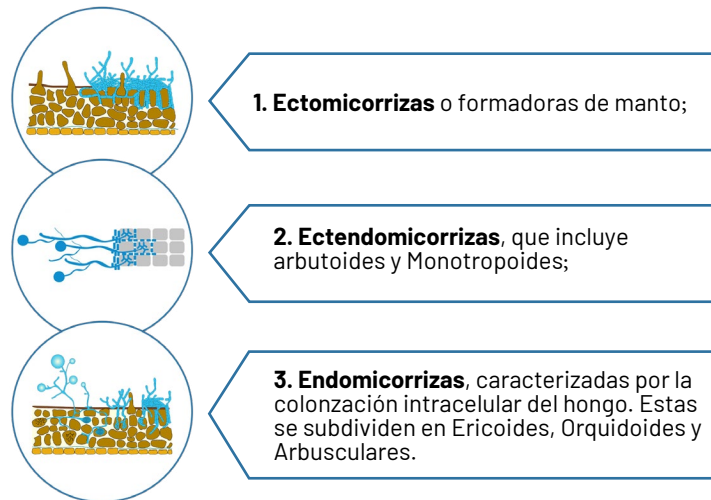


Fuente: <https://hmong.es/wiki/Mycorrhizal>.

2.2. Tipos de micorrizas

Según Read (1999) se pueden distinguir tres grupos fundamentales de micorrizas de acuerdo a la forma de penetración de las hifas en las células de la raíz (Figura 4).

Figura 4. Tipo de micorrizas

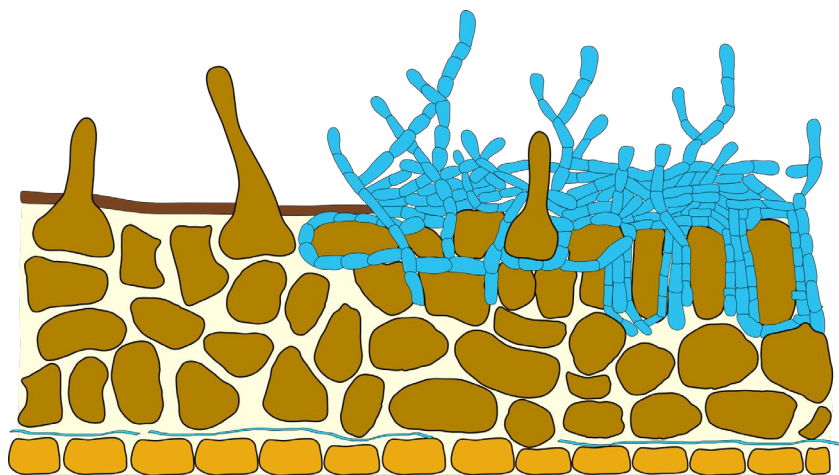


Fuente: adaptado de Read (1999).

2.2.1. Ectomicorrizas

Las **ectomicorrizas**, se caracterizan porque las hifas del hongo no penetran en el interior de las células de la raíz, sino que se ubican sobre y entre las separaciones de éstas, formando una especie de manto sobre las raíces (Figura 5). Se producen generalmente sobre especies forestales y leñosas.

Figura 5. Representación del micelio intercelular en una ectomicorriza



Fuente: adaptado de Valdés, et al. (2019.).

2.2.2. Ectendomicorizas

Las **ectendomicorizas**, presentan características intermedias entre las ectomicorizas y las endomicorizas, ya que presentan manto externo, como las ectomicorizas y penetran en el interior de las células de las raíces, como las endomicorizas; sin embargo no forman vesículas ni arbusculos (Vacacela, s.f).

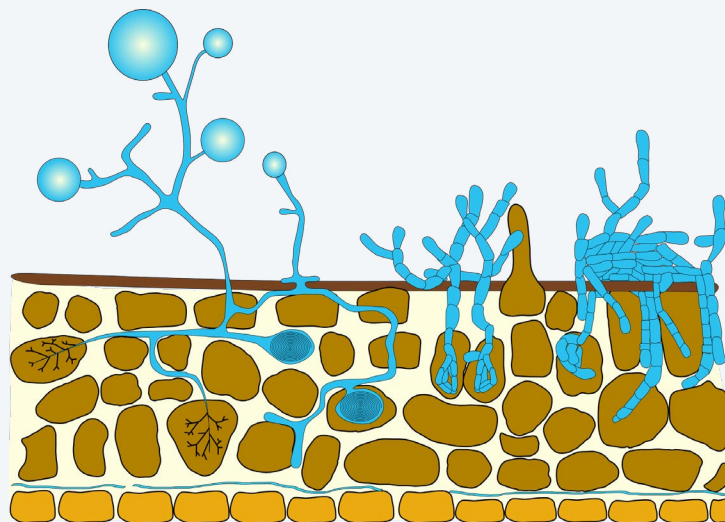
2.2.3. Endomicorizas o micorrizas arbusculares

Para los fines de esta guía vamos hacer énfasis en las endomicorizas o micorrizas arbusculares (MA), también conocidas como micorrizas vesiculares-arbusculares (VAM), son micorrizas cuyas hifas penetran en las células vegetales, produciendo estructuras en forma de globo (vesículas) o invaginaciones de ramificación dicotómica (arbusculos) como medio de intercambio de nutrientes (Hoeksema et al., 2018).

Esto es posible debido a que las hifas del hongo crecen tanto inter como intracelularmente en la raíz (Valdés et al., 2019); inicialmente se introducen entre las células de la raíz, pero luego penetran en el interior de éstas (células) formando vesículas alimenticias y arbusculos.

Así mismo, es de resaltar que se les llama arbusculares (Figura 6), ya que en las células corticales de la raíces, las hifas del hongo forman estructuras que parecen tener forma de arbolitos microscópicos (Reyes, 2011). En este grupo tenemos: las monotropoides, las ericoides, las orquideoides, que son las que se encuentran asociadas a las micorrizas arbusculares y las orquidiáceas, caracterizadas por formar arbusculos intracelulares y constituyen el grupo de mayor importancia ecológica y económica.

Figura 6. Representación del micelio inter-intracelular endomicorizas



Fuente: adaptado de Valdés, et al. (2019).

2.3. Clasificación de los tipos de micorrizas

Los tipos de micorrizas se clasifican de acuerdo a las características generales de los hongos y las plantas involucradas en la asociación, como se detalla en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Clasificación de los tipos de micorrizas

Tipos de micorrizas	ectomicorrizas	ectendomicorrizas		endomicorrizas			
		otras	arbutoides	monotropoides	ericoides	orquideoides	micorrizas arbusculares (ma)
Hifas	septadas	septadas	septadas	septadas	septadas	septadas	sin septos
Penetración	intercelular	intracelular	intracelular	intracelular	intracelular	intracelular	intracelular
manto hifal	presente	presente/ ausente	presente	presente	ausente	ausente	ausente
Simbionte fúngico	basidiomycota/ ascomycota	basidiomycota/ ascomycota	basidiomycota	basidiomycota	ascomycota	basidiomycota	glomero
Simbionte vegetal	gymnosperma/ angiosperma	gymnosperma/ angiosperma	ericales	monotropoideae	ericales/ bryophyta	orchidales	gymnosperma/ angiosperma/ pteridophyta/

Fuente: adaptado de Smith y Read (2008).

Luego de la clasificación de los tipos de micorrizas, es importante establecer las diferencias más relevantes que podemos encontrar entre las ectomicorrizas y micorrizas arbusculares (MA), por lo que en el Cuadro 2, se presenta un cuadro comparativo entre ambas.

Cuadro 2. Cuadro comparativo entre las ectomicorrizas y micorrizas arbusculares

ectomicorrizas	micorrizas arbusculares
Regiones frías a templadas	Amplia distribución geográfica
Árboles y arbustos	Todos los tipos de vegetación
+ de 6000 especies principalmente <i>Basidiomycota</i>	Cerca de 200 especies de <i>Glomeromycota</i>
Cambia la morfología de la raíz	La morfología de la raíz no cambia
La planta es simbionte obligado	La planta es simbionte facultativo
El hongo es simbionte facultativo	El hongo es simbionte obligado

Fuente: tomado de Valdés et al. (2019)

2.4. Taxonomía en las micorrizas arbusculares (*glomeromycota*)

Tradicionalmente, los hongos MA se diferenciaban entre sí mediante las características de la colonización radicular, características morfológicas de las esporas (ontogenia y germinación), conexión hifal, número y tipo de componentes, presencia de ornamentaciones, tamaño y color y la reacción al reactivo de Melzer. Sin embargo, en los últimos años, los avances en el área molecular han permitido una mayor comprensión de las relaciones filogenéticas y se han establecido cambios en la clasificación de estos hongos (Valdés, et al. 2019).

Tederso et al.; (2018), revalidaron la posición de los hongos MA dentro del Phylum *Glomeromycota* (Valdés, et al., 2019). A nivel de clase, los *Glomeromycota* se han clasificado como: *Glomeromycetes* (comprendiendo los órdenes *Diversisporales*, *Gigasporales* y *Glomerales*), *Archaeosporomycetes* y *Paraglomeromycetes* (Oehl et al., 2011; Valdés, et al., 2019).

Los hongos MA pertenecientes a los órdenes *Glomerales* y *Diversisporales*, son capaces de formar vesículas dentro de las raíces de las plantas; mientras que los del orden *Gigasporales*, forman células auxiliares a partir del micelio extra-radical (Valdés, et al., 2019).

2.5. Clasificación taxonómica

Según Valdés, *et al.* (2019), la clasificación propuesta actualmente por diversos autores es la siguiente:

Phylum Glomeromycota

Subphylum Glomeromycotina

Clase Glomeromycetes

Orden Glomerales (forman vesículas en las raíces)

Familia Glomeraceae (*Glomus* y *Sclerocystis*)

Familia Claroideglomeraceae

Orden Diversisporales (forman vesículas en las raíces)

Familia Diversisporaceae

Familia Acaulosporaceae (*Acaulospora* y *Entrophospora*)

Familia Entrophosporaceae

Familia Pacisporaceae

Orden Gigasporales (forman células auxiliares)

Familia Gigasporaceae (*Gigaspora* y *Scutellospora*)

Familia Scutellosporaceae

Familia Racocetraceae

Familia Dentiscutataceae

Clase Paraglomeromycetes

Orden Paraglomerales

Familia Paraglomeraceae

Clase Archaeosporomycetes

Orden Archaeosporales

Familia Archaeosporaceae

Familia Ambisporaceae

Familia Geosiphonaceae

2.6. Mecanismo de colonización de las micorrizas arbusculares

Las micorrizas arbusculares (MA) se propagan en el suelo, principalmente mediante tres formas de acuerdo a su capacidad de supervivencia y potencial de colonización:

- 1) a través de las esporas que son las estructuras reproductivas y de resistencia de estos hongos;
- 2) por fragmentos de raíces micorrizadas de plantas preexistentes y
- 3) a través de redes de hifas que sobreviven en el suelo.

Estos propágulos son capaces de germinar, crecer y colonizar raíces cuando se dan las condiciones adecuadas y son capaces de mantener su capacidad de colonización incluso tras permanecer en el suelo seco durante varios meses.

Cuando el hongo encuentra una raíz susceptible de colonizar, se generan señales químicas y estímulos que producen abundante ramificación del micelio del hongo, aumentando así las posibilidades de contacto con la raíz. Los sitios más habituales de penetración son los lugares más activos de la raíz; las MA no penetran por heridas ni colonizan raíces muertas, tampoco son patógenas o dañinas a las raíces (García, 2006; Rivillas, *et al.* 2008).

En los hongos micorrizicos arbusculares (HMA) no existe especificidad desde el punto de vista del hongo y la planta. Un sistema radical puede ser colonizado simultáneamente por varias especies de hongo y un mismo hongo puede colonizar raíces de varias especies vegetales que crecen cercanas (Cáceres, 2021); es decir, distintas especies de hongos pueden exhibir un potencial de colonización diferente en un mismo hospedador (Kiers, *et al.*, 2000; Cáceres, 2021).

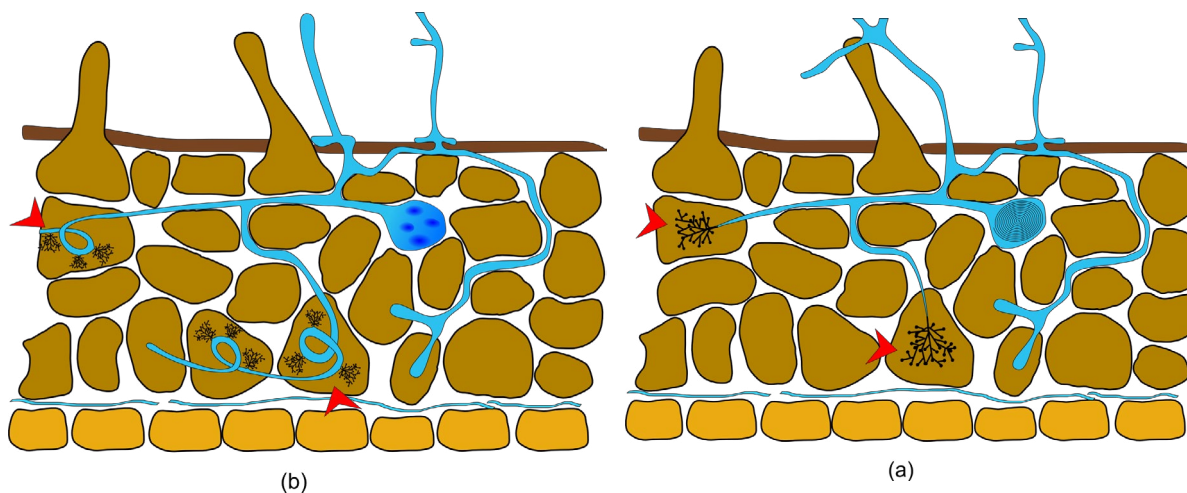
Los hongos micorrizicos arbusculares (HMA), se caracterizan por presentar un crecimiento intra e intercelular en la corteza de la raíz y forman dos tipos de estructuras, arbuscúlos y vesículas (Barrer, 2009). Los arbuscúlos son hifas que se dividen dicotómicamente, son invaginados por la membrana plasmática de las células corticales y presentan periodos de vida cortos, mientras que las vesículas son estructuras de almacenamiento que se forman en la parte terminal de las hifas (Barker, 1998; Barrer, 2009).

En cuanto a las hifas externas de los HMA, según la International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi (s.f) y Barrer (2009), estas pueden ser de tres tipos según su morfología y función que llevan a cabo:

- **hifas infectivas**, son las que inician los puntos de colonización en una o varias raíces.
- **hifas absorbentes**, son las que exploran el suelo para la extracción de nutrientes.
- **hifas fértiles**, son las que llevan las esporas.

La colonización de las células de la raíz, puede darse de dos tipos, el tipo *Arum* y el tipo *Paris* (Barrer, 2009). Este mismo autor señala que en el tipo *Arum*, las hifas presentan crecimiento intercelular y los arbuscúlos se encuentran dentro de las células corticales de la raíz (Figura 7a). En el tipo *Paris*, las hifas presentan un crecimiento intracelular al igual que los arbuscúlos, pero forman enrollamientos dentro de la célula (Figura 7b).

Figura 7. Representación tipos de colonización de las células (a) Tipo *Arum* y (b) Tipo *Paris*



Fuente: Adaptado de Barrer (2009).

2.7. Proceso de colonización planta-hongos micorrízicos arbusculares

El Proceso de interacción entre las plantas y hongos micorrízicos arbusculares, depende de señales bioquímicas específicas, en todas las fases del desarrollo de la simbiosis, esto permite el reconocimiento, colonización e intercambio de nutrientes entre la planta huésped y el hongo colonizador (Kogel, 2008; Ruscitti y Saparrat, 2019).

Diferentes estudios indican que el proceso de colonización planta-HMA, ocurre en varias etapas que llevan a que se establezca la relación simbiótica.

En este caso Bowen (1987) indica que las etapas más comunes son:

1. pre-infección;
2. infección primaria;
3. formación de arbusculos y vesículas;
4. extensión del hongo en las raíces y en la rizósfera;
5. propagación del hongo a través del suelo;
6. formación de estructuras reproductivas.

Estas seis etapas se describen a continuación:

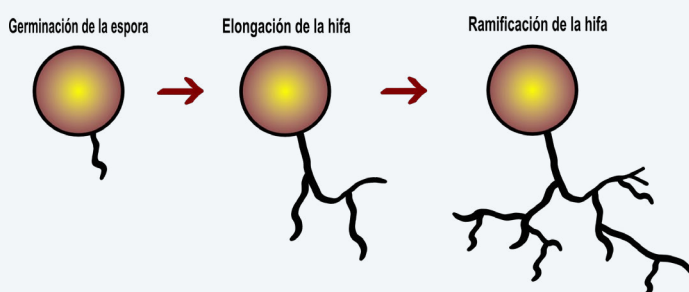
Etapa 1. Pre-Infección

Esta etapa es previa al contacto planta-HMA; algunos autores la llaman fase presimbiótica o asimbiótica.

Generalmente en el suelo pueden encontrarse propágulos como: esporas, hifas o fragmentos de raíces colonizadas por MA.

Estos propágulos pueden germinar dependiendo de la presencia de factores favorables para que ocurra la misma, como: O_2 , CO_2 , temperatura, humedad, pH, fuentes de nutrientes y su disponibilidad, efectos fungistáticos del suelo, entre otros. Cuando una espora de un hongo MA germina, la hifa germinal se ramifica para incrementar la probabilidad de encontrar las raíces del hospedante (Figura 8 y 9).

Figura 8. Representación del proceso de germinación de las esporas, como estrategia de colonización de raíces



Fuente: adaptado de Barrer (2009).

Figura 9. Ramificación de una hifa



Fuente: Ruscitti y Saparrat (2019).

Es importante tener en cuenta que en esta etapa, que si al cabo de unos pocos días los propágulos germinados, no entran en contacto con alguna raíz hospedante, el potencial de infección del propágulo se pierde. Por lo contrario, si en las cercanías se encuentra una planta hospedante, se desencadena una ruta de señalización bioquímica entre el HMA y la planta que promueven la proliferación de las hifas hacia las raíces (Valdés, *et al.*, 2019).

Etapa 2. Infección primaria

En esta etapa entran en contacto el HMA y la planta hospedante. Aquí ocurren una serie de cambios en las células de la raíz que permiten que se forme el aparato de pre-penetración (Genre, *et al.*, 2005; Valdés, *et al.*, 2019), el cual es una estructura subcelular que predetermina la senda de crecimiento del hongo a través de la célula de la planta. Luego de la formación del aparato de pre-penetración, se forma el apresorio que es una hinchazón de la hifa que se adjunta a la epidermis de la planta huésped para iniciar la colonización, el cual ocurre de manera continua en dos sentidos, hacia el interior y exterior de la raíz (Ruscitti y Saparrat, 2019).

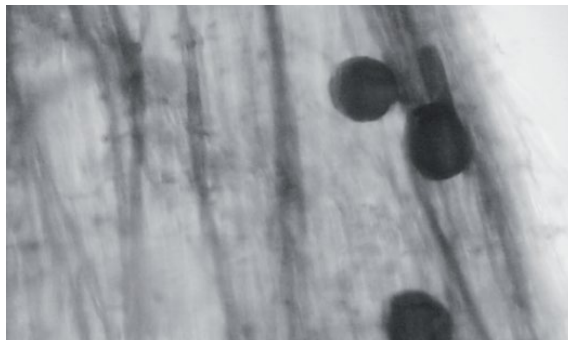
Etapa 3. Formación de arbusculos y vesículas

Cuando la asociación Planta-HMA, se ha establecido con éxito y las hifas están dentro de la raíz de la planta hospedera, se comienzan a formar dentro de las células corticales los arbusculos, que son estructuras micorrízicas que garantizan el intercambio de nutrientes entre la planta hospedadora y el HMA (Gianinazzi *et al.*, 1979; Ruscitti y Saparrat, 2019). Al mismo tiempo se comienzan a formar las vesículas intercelulares, que son estructuras fúngicas de almacenamiento de lípidos, fósforo y otros elementos químicos. Las vesículas según Valdés *et al.* (2019), también pueden actuar como estructuras de propagación vegetativa, debido a que poseen numerosos núcleos (Figura 10).

Figura 10. Arbusculos (a) y vesículas (b) de HMA en raíces colonizadas



a) Arbusculo. Fuente: Peterson *et al.*, 2004;



b) Vesículas en raíces de palma de aceite.

Fuente: Barrer, 2009.

Etapa 4. Extensión del hongo en las raíces y en la rizósfera

Según Ruscitti y Saparrat (2019) la extensión del hongo en la raíz puede dividirse en tres fases:

- fase inicial, durante la cual se produce la infección primaria;
- fase exponencial, durante la cual el hongo se propaga inter- e intracelularmente. Principalmente las raíces secundarias finas, y las hifas crecen por fuera de la raíz, penetran la raíz nuevamente a distancias irregulares. La propagación de la infección es interna o en la superficie de la raíz;
- fase meseta, durante la cual el crecimiento de la raíz y el hongo son similares. Los arbusculos y las vesículas se forman y degradan continuamente durante las fases exponenciales y de meseta.

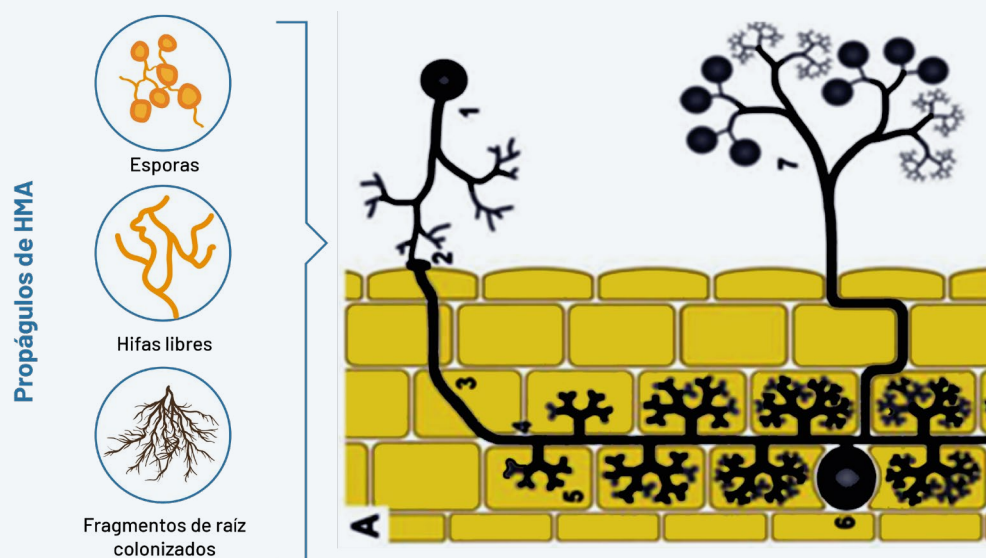
Etapa 5. Propagación del hongo a través del suelo

Esta fase se da desde la infección primaria y durante la primera fase de la propagación en la raíz. Las hifas crecen desde la raíz hacia la rizósfera en el suelo. La parte externa del micelio es el que lleva a cabo la absorción de nutrientes de la solución del suelo y la transporta hacia la raíz (Ruscitti y Saparrat, 2019).

Etapa 6. Formación de estructuras reproductivas

Como se mencionó anteriormente los hongos Micorrízicos arbusculares, presentan tres formas propágulos: esporas, hifas y fragmentos de raíces colonizadas por MA (Figura 11).

Figura 11. Colonización de las micorrizas arbusculares

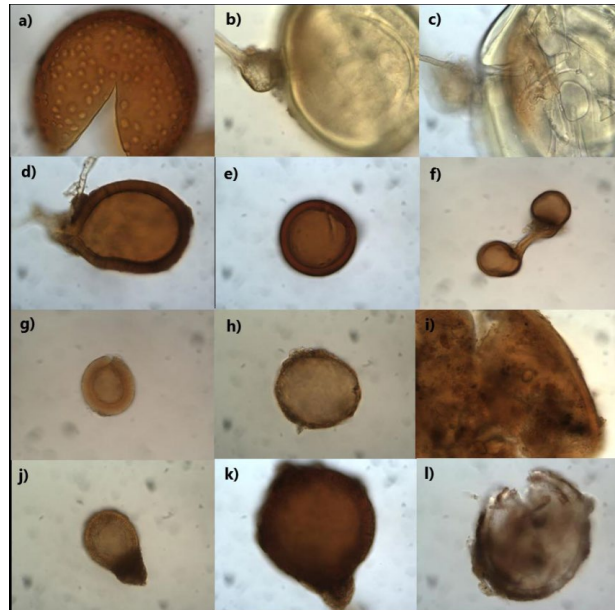


Fuente: Hause, *et al.* (2006 citado por Romero (2015).

De acuerdo a lo señalado en la Figura 11, a continuación se presenta una breve descripción de los propágulos que intervienen en el proceso de colonización de las MA:

- esporas:** según Valdés *et al.* (2019), las esporas se forman a partir de las hifas presentes en el micelio externo. Las esporas son células únicas multinucleadas producidas blásticamente a partir de las hifas esporógenas en posición apical o intercalar. Las esporas varían entre las especies de hongos y pueden medir entre 15 a 800 μm . En la mayoría de los casos las esporas son de forma globosa (esférica) sin embargo, en algunas especies las esporas pueden ser ovaladas u oblongas (Reyes, 2011).
 Las esporas pueden comenzar a formarse entre las primeras 3 a 4 semanas, o en algunos casos demorar hasta 6 meses dependiendo de la especie del hongo (Valdés *et al.*, 2019). Siendo la esporulación un proceso dinámico, mientras algunas esporas se forman otras están germinando (Figura 12);

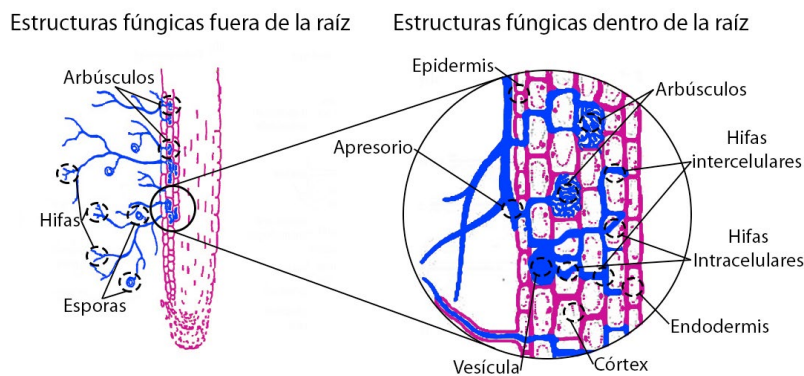
Figura 12. Aspecto general de las esporas de HMA encontradas en el bosque Tukupu (Imataca-Venezuela) (40X). a) Acaulosporafoveata, b) Scutellosporacalospora, c) Detalle del escudo de germinación de *S. calospora*, d) *Glomusbrohultii*, e) *G. trufemii*, f) *G. rubiforme*, g) *Rhizoglomusmaiae*, h) *Claroideoglomus* sp., i) BT-Giga1 Naranja grande, j) BT-Glo1-Amarillo naranja con capuchón, k) BT-Glo2 Naranja ornamentado rugoso, l) BT-Glo5 Hialino pared laminada



Fuente: Cáceres (2021) Estudio de micorrizas arbusculares y microorganismos asociados a procesos de restauración de áreas boscosas degradadas.

- **hifas:** según Agrios (1996), las hifas son ramificaciones simples del micelio de hongo. Muchos HMA tienen la capacidad de formar esporas a partir de ramificaciones hifales simples, particularmente los del orden Glomerales (Valdés *et al.*, 2019), siendo esta una estrategia adaptativa y de supervivencia de las MA;
- **fragmentos de raíces colonizadas:** es el micelio fúngico externo e interno que se encuentra en fragmentos de raíces colonizadas, también funciona como una estructura reproductiva de estos hongos. Sin embargo, mientras que las esporas pueden sobrevivir por varios años en el suelo, la infectividad del micelio fúngico externo, puede durar de 2 a 4 semanas (Valdés, *et al.*, 2019).
Ruscitti y Saparrat (2019) realizan estudios del desarrollo del micelio dentro y fuera de la raíz de la planta hospedante, cuyas estructuras fúngicas se identifican en la Figura 13.

Figura 13. Desarrollo del micelio dentro y fuera de la raíz de la planta hospedante



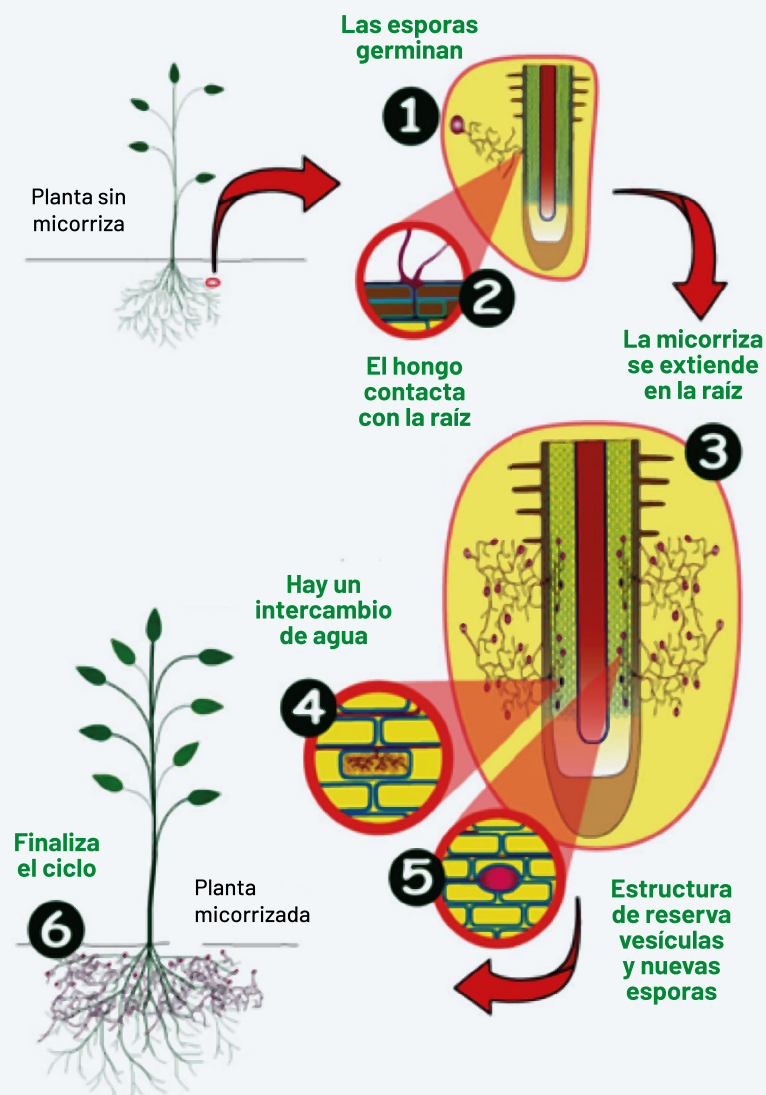
Fuente: Ruscitti y Saparrat (2019).

Es importante resaltar que el micelio fúngico externo e interno en fragmentos de raíces colonizadas, también funciona como una estructura reproductiva de estos hongos. Sin embargo, mientras que las esporas pueden sobrevivir por varios años en el suelo, la infectividad del micelio fúngico externo, puede durar de 2 a 4 semanas (Valdés, et al., 2019).

Luego de conocer el proceso de colonización **planta-hongos micorrizicos Arbusculares** de forma detallada en sus seis etapas, se puede comprender que el ciclo de vida del hongo formador de MA, por lo que se debe tener presente que este se inicia con la germinación de las esporas, las cuales, pueden ser solitarias o agrupadas en esporo carpos (Maia y Yano, 2001).

De manera didáctica y sencilla los autores Balestrini y Lafranco (2006) esquematizan en seis pasos las etapas y procesos de la formación de las micorrizas arbusculares descritos anteriormente y que gráficamente se muestra en la Figura 14.

Figura 14. Etapas en la formación de la micorriza arbuscular



Fuente: adaptado de Balestrini y Lafranco (2006).



Sección B



Sección B

1. Factores que afectan la colonización de micorrizas en campo

Las micorrizas arbusculares están ampliamente distribuidas en condiciones naturales, se encuentran en todos los continentes, excepto en la Antártida; se dan en todos los suelos, incluyendo los de minas abandonadas, suelos agrícolas, suelos de pantanos y en hábitat acuáticos (Pérez *et al.*, 2011).

Según Romero (2015) existen diversos factores bióticos y abióticos que afectan de significativamente tanto de forma positiva como negativa el desarrollo de la simbiosis entre las MA y las plantas

Cuadro 3. Breve reseña de factores bióticos y abióticos que influyen en la relación planta-micorrizas arbusculares

Factores bióticos	La estructura y función de comunidades de micorrizas también puede variar con la edad de la planta, especialmente en especies perennes o semiperennes
	Los compuestos que permiten el reconocimiento planta-hongo y estimulan la germinación de esporas y crecimiento y ramificación de las hifas, son los exudados por las raíces de las plantas incluyendo flavonoides, estrigolactonas y auxinas.
	El número de esporas no se reduce bajo condiciones de inundaciones largas, indicando que el efecto de la inundación puede afectar más al hospedero que a la MA (Miller, 2000).
	Otros factores que pueden afectar positiva o negativamente la estructura y diversidad de comunidades de las MA son las poblaciones de otros microorganismos de suelo (Garbaye, 1994).
Factores abióticos	Las prácticas agrícolas como la tala de bosques, fuego, fertilización y labranza afectan las comunidades de MA (Jansa <i>et al.</i> , 2003).
	En forma indirecta el microclima y la topografía que afectan a las comunidades de plantas y por tanto afectan a las comunidades de MA.
	Los rangos de temperatura del suelo para la formación de la simbiosis pueden variar entre 18 y 40°C, con un óptimo cercano a los 30°C (Matsubara y Harada, 1996). Se ha observado que la combinación humedad - temperatura del suelo tienen mayor efecto en la colonización (Braunberger <i>et al.</i> , 1997), encontrándose rangos óptimos para algunos géneros de MA (Matsubara y Harada, 1996).
	Las respuestas de las MA al pH del suelo son variables (Clark <i>et al.</i> , 1999a,b), encontrándose respuestas positivas de algunas MA en pH ácidos y de otros en pH alcalino, así como respuestas positivas (Clark <i>et al.</i> , 1999a,b), negativas o neutras (Guzmán <i>et al.</i> , 1988) al encalamiento.
	Altos niveles de fósforo en el suelo pueden inhibir la infección y el crecimiento de las plantas.
	Los suelos compactados reducen la fertilidad del suelo y la distribución de las raíces de las plantas y de las hifas de las micorrizas arbusculares en la rizosfera.
	Los altos y bajos niveles de fósforo y la fertilización nitrogenada disminuyen el porcentaje de infección de las micorrizas, mientras que niveles moderados de P incrementa los niveles de nitrógeno y la infección por estos hongos (Safiry Duniway, 1991).
	Otros factores que pueden afectar positiva o negativamente la estructura y diversidad de comunidades de las MA son las poblaciones de otros microorganismos de suelo (Garbaye, 1994), las prácticas agrícolas como la tala de bosques, fuego, fertilización y labranza (Jansa <i>et al.</i> , 2003).

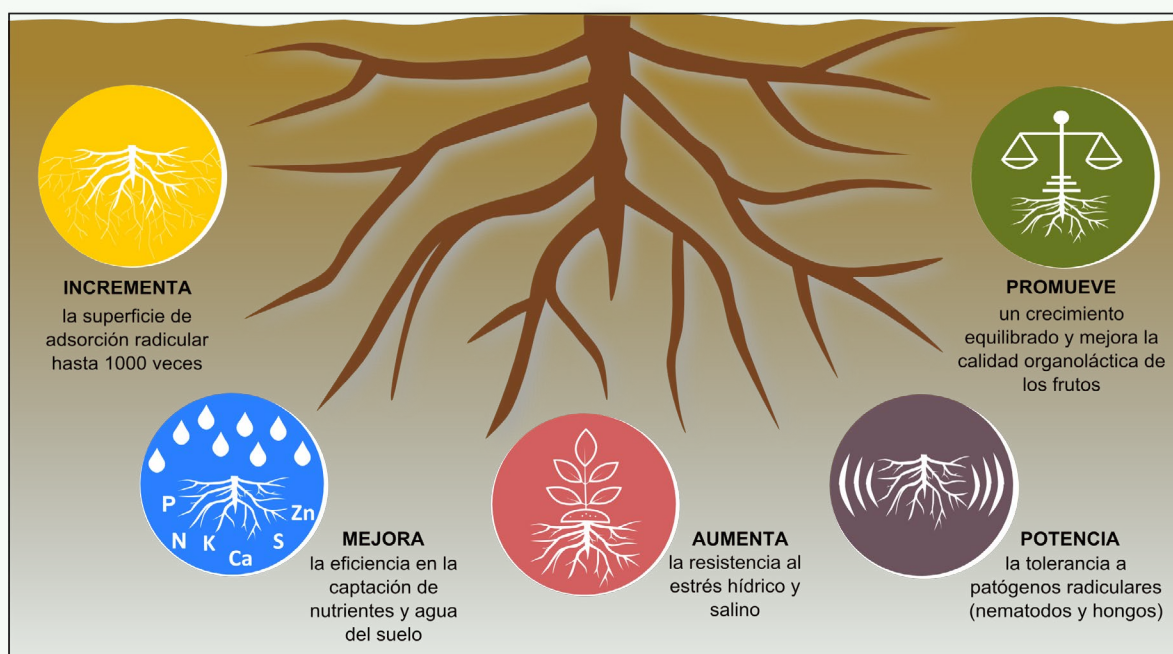
Fuente: Romero (2015) y Pérez *et al.* (2011).

2. Importancia de las micorrizas arbusculares

Como hemos señalados anteriormente, las micorrizas son parte integral del suelo y de ellas se destacan las endomicorrizas o micorrizas arbusculares, muy comunes en la naturaleza, estando presente en la mayoría de los suelos y asociadas al 90% de las plantas de la tierra, evidenciándose en los últimos años que estas juegan un papel crucial en los procesos ecológicos y los ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas terrestres (Romero, 2015).

Por tanto, según Rodríguez (2011) los beneficios de los hongos micorrízicos arbusculares (MA) son cruciales en la transferencia de nutrientes y en la protección contra patógenos del suelo y factores ambientales adversos a las plantas asociadas. Adicionalmente, en la actualidad se reconoce la influencia de los HMA en la conformación de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Figura 15).

Figura 15. Aspectos claves de los beneficios de la simbiosis planta-hongo



Fuente: adaptado de <https://www.fertibox.net/single-post/micorrizas>.

Adicionalmente, a lo señalado en la Figura 15, el autor Álvaro (2019) señala que las micorrizas arbusculares también juegan un papel importante para hacer frente a diversos problemas **medioambientales y ecológicos** debido a que las plantas micorrizadas, ya sean de interés agrícola o forestal, son más resistentes a condiciones ambientales adversas tales como la falta de agua y de nutrientes esenciales, la salinidad, los cambios de temperatura, la acidificación del suelo derivada de la presencia de azufre, aluminio o el ataque de otros microorganismos fitopatógenos o plagas, además de estimular un mayor crecimiento (en biomasa) y una mejor adecuación. Por estos motivos, se han vuelto imprescindibles para las prácticas sostenibles agrícolas, forestales, agroforestales, agrosilvopastoriles y en los programas de restauración ambiental.

En el Cuadro 4, se presenta una breve reseña de los beneficios relevantes de la asociación de las micorrizas arbusculares y las plantas.

Cuadro 4. Descripción breve de beneficios de la asociación hongos micorrizicos arbusculares-planta

<p>Favorece la absorción de agua y nutrientes</p>	<ul style="list-style-type: none"> • La distribución de los micelios facilita la captación de agua y nutrientes. • Las hifas del hongo le brindan a la planta la capacidad de explorar mayor volumen de suelo. 	<p>Incrementa la absorción de nutrientes del suelo a la raíz, principalmente fósforo y nitrógeno; además del K, Ca, S, Zn, Cu, Sr, entre otros.</p> <p>Permiten a la planta mayor capacidad de absorción de agua, reduciendo el estrés hídrico causado por alta salinidad, metales pesados y compuestos tóxicos que se pueden acumular en el suelo (Reyes, 2011).</p> <p>Limita la absorción de metales pesados como el zinc y el cadmio, que son retenidos en las hifas del hongo (Valdés, et al. 2011).</p>
<p>Mejora la estructura del suelo</p>	<p>Debido a la red de hifas y a la producción de glomalina, sustancia que favorece la adhesión entre las partículas.</p>	<p>Los hongos MA, estimulan la formación de agregados de partículas mediante el exudado de un grupo de glicoproteínas hidrofóbicas, denominadas glomalina que mejoran sus las propiedades físicas del suelo, reduciendo su la capacidad de erosión y aumentando la capacidad de retención de agua al tener este una mejor estructuración (Finlay, 2008; Valdés, et al., 2019).</p>
<p>Estimulación del crecimiento y la producción de biomasa aérea y radical</p>	<p>Producción masiva de fitohormonas por parte del hongo.</p>	<p>Rápida disponibilidad de nutrientes en el sistema vascular de las plantas, que se ve reflejado en la aceleración del proceso de fotosintéticos.</p> <p>Estimulan el crecimiento, aumento considerable de la producción de biomasa aérea y radicular de las plantas.</p>
<p>Aumentan la productividad de las plantas</p>		<p>Las respuesta en crecimiento depende muchas veces de la especie de planta, algunas especialmente aquellas con raíces delgadas requieren o dependen aún más de las micorrizas que de las raíces propias de la planta, por ejemplo los pastos.</p>
<p>Protección del sistema radicular frente a posibles patógenos</p>	<p>Dentro de las raíces, las hifas envuelven y aprisionan los huevos de patógenos impidiéndoles desarrollarse o eclosionar (Ramírez y Rodríguez, 2012).</p> <p>Una raíz colonizada por hongos micorrizicos es muy difícil que lo sea a su vez por hongos patógenos.</p>	<p>Protección física frente a hongos patógenos y nematodos por su efecto antagónico.</p> <p>Muchas especies aumentan su tolerancia a daños por nematodos.</p> <p>Diversos estudios sugieren que las micorrizas reducen la severidad de las enfermedades causadas por hongos patógenos en las plantas, ya que influyen en la producción de sustancias defensivas que ayudan a la protección ante el ataque de parásitos, hongos patógenos y nemátodos, así como en el aumento de la resistencia a la herbivoría (Valdés, et al. 2019).</p>

Fuente: adaptado de Romero (2015), Álvaro (2019).

Todo lo antes expuesto, conlleva concluir que las MA constituyen un valioso recurso natural involucrado en numerosos servicios ecosistémicos y beneficios al productor, entre los que se destacan aquellos presentados en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Principales funciones, servicios ecosistémicos y beneficios al productor de las micorrizas arbusculares

Funciones claves	Servicios ecosistémicos que proveen	Beneficios al productor
Modifican la morfología de la raíz desarrollando una red de micelio en el suelo.	Incremento en el sistema planta/suelo en la adhesión y estabilidad del suelo (acción de agregar y mejorar la estructura del suelo).	<ul style="list-style-type: none"> • Disminución de los costos de producción. • Aumento de la producción agrícola.
Secretan "glomalina", una sustancia capaz de aglutinar minerales y materia orgánica, aportando en la estabilidad de agregados, e infiltración de agua en el suelo.	Aumento en la estabilidad del suelo y la capacidad de retención de agua.	<ul style="list-style-type: none"> • Favorece los rendimientos en la productividad forestal. • Ciclo productivo más largo con mayores producciones y mayor seguridad para el agricultor. • Disminución del coste de aplicación de fungicidas y mayor seguridad para el agricultor. • No degrada los suelos y contribuye a la regeneración de los mismos
Captan el carbono que proviene de la planta, a la vez que incrementan la captación de minerales	Promueve el crecimiento de las plantas y reducen el requerimiento de aplicación de fertilizantes.	
Moderan los efectos del estrés causado por factores abióticos (agua, luz, temperatura, etc).	Incremento de la resistencia de las plantas a la sequía, salinidad, metales pesados, contaminación y deficiencia de nutrimentos minerales.	
Protegen la raíz contra el ataque de patógenos	Incremento en la resistencia de la planta por el estrés causado por factores bióticos, tales como sequía y déficit de nutrientes en el suelo	
Modifican la fisiología y el metabolismo de las plantas.	Protección y conservación de la biodiversidad.	

Fuente: adaptado de Rivillas *et al.*, 2012; Vacacela, (s.f).

3. Aplicaciones prácticas de las micorrizas arbusculares

Para Cáceres (2021) y Vacacela, (s.f), existen diversas alternativas en el uso práctico de los hongos micorrizicos arbusculares (HMA) entre los que se destacan los siguientes:

- 1) es especialmente importante su uso en los procesos de restauración de ecosistemas, ya que los hongos están presentes en todos los ambientes terrestres y en la gran mayoría de las especies arbóreas o de interés alimenticio;
- 2) como bioinsumo para estimular el crecimiento y sobrevivencia de las plantas. Es importante destacar que el uso de las micorrizas como bioinsumo, es tan eficiente que puede sustituir hasta en un 50% el uso de fertilizantes de síntesis química, reduciendo la contaminación ambiental y el deterioro en la microbiota del suelo (Romero, 2015);
- 3) en la bioremediación y reforestación de suelos contaminados con metales pesados e hidrocarburos;
- 4) para estabilización de relaves mineros y sedimentos de residuos industriales sólidos;
- 5) control de la erosión hídrica y eólica mediante la generación de cubiertas vegetales;
- 6) en la recuperación de lestrato herbáceo afectado por faenas mineras e industriales;
- 7) en la generación de cubiertas vegetales y/o reforestación de espacios ambientalmente desfavorables: estrés hídrico y salino, extremos de pH, exceso de viento, altas pendientes, entre otras.

3.1. El rol de las micorrizas arbusculares en la restauración de suelos degradados

Los hongos micorrízicos incorporados a los suelos en proceso de restauración, cumplen una función ecológica, y esto ha llevado a contemplarlos como una herramienta de manejo sostenible del suelo. Se los considera casi como una relación obligada para el crecimiento de poblaciones vegetales, tanto en condiciones naturales como en agrosistemas (Bahle *et al.*, 2018 citado por Nazareno, *et al.* 2019).

Lo antes descrito, evidencia que los hongos micorrízicos, contribuyen con el aumento de la productividad de los cultivos, la regeneración de comunidades vegetales degradadas y el mantenimiento del equilibrio del ecosistema (Garzón, 2016).

Por tanto, la aplicación de las enmiendas orgánicas en el suelo con la incorporación de hongos formadores de micorrizas arbusculares (inoculación), tanto para la producción agrícola, prácticas forestales, agroforestales y agrosilvopastoriles o para servicios ambientales, tienen mayor relevancia en ecosistemas donde las condiciones edáficas son extremas, como en los suelos pobres, tanto de zonas tropicales como de zonas áridas y semiáridas (Nazareno, *et al.* 2019).

La interacción entre las técnicas recomendadas, incluyendo la aplicación de enmiendas orgánicas y la inoculación micorrízica, ha mostrado un efecto sinérgico en la producción de biomasa aérea y también en la biomasa radicular en relación a plantas que no fueron micorrizadas y que no recibieron la enmienda orgánica (Figueroa, 2004).

La utilización de inóculos de HMA, puede ser también una estrategia importante en la implementación de planes de uso y manejo de la vegetación, con el fin de lograr un desarrollo óptimo de plantas cultivadas (Cáceres, 2021).

Por lo tanto, la aplicación de un aislado (resultado del proceso utilizado en laboratorio para la recuperación de inóculos del suelo) compuesto por la mezcla de distintos morfotipos de HMA nativos y específicos de un determinado suelo, puede dar a la planta una mayor tolerancia a las condiciones locales, traducándose esto en un mayor desarrollo y aumento en la cantidad de propágulos infectivos que requiere una especie para alcanzar un crecimiento adecuado (Caravaca, *et al.*; 2005; Pasqualini, *et al.*; 2007; Herrera, *et al.*; 2011; Cáceres, 2021).

De acuerdo con lo antes expuesto, la inoculación temprana de las semillas o las plántulas con hongos formadores de micorrizas favorece un buen desarrollo de las plantas en sus etapas iniciales de crecimiento, lo que les confiere ventajas adaptativas, ya que al ser más vigorosas y tener sistemas radicales bien conformados serán capaces de tolerar mejor las situaciones de estrés como puede ser el trasplante (Nazareno, *et al.* 2019).

En atención a ello, diversos autores han reportado que un aumento en la biomasa en los primeros estadios representa mayores probabilidades de establecimiento exitoso en el campo (Hernández *et al.*, 2011), una condición crítica para especies destinadas a programas de restauración. Por ello, es crucial contar con viveros de producción de plantas que realicen la inoculación en los primeros estadios como práctica habitual.

3.2. El rol de las micorrizas arbusculares para remediar el exceso de metales pesados en los suelos

Las micorrizas arbusculares, limitan la absorción de metales pesados como el zinc y el cadmio, que son retenidos en las hifas del hongo (Valdés, *et al.* 2011) por lo que es de valioso interés incorporarlas en los procesos de fitorremediación.

La fitorremediación, por definición, consiste en utilizar plantas también asociadas a microorganismos como las micorrizas y el empleo de técnicas de manejo agronómicas para restringir, inmovilizar, eliminar, estabilizar y/o degradar compuestos contaminantes (Bader *et al.*, 2019).

Para ello, según Chibuike *et al.*, 2014, existen distintas maneras de fitorremediar según las estrategias con las cuales las plantas regulan o controlan los niveles de contaminación (Figura 16), entre las que se destacan a través de las MA la fitoextracción y fitoestabilización.

Figura 16. Estrategias para remediar el exceso de metales pesados en los suelos

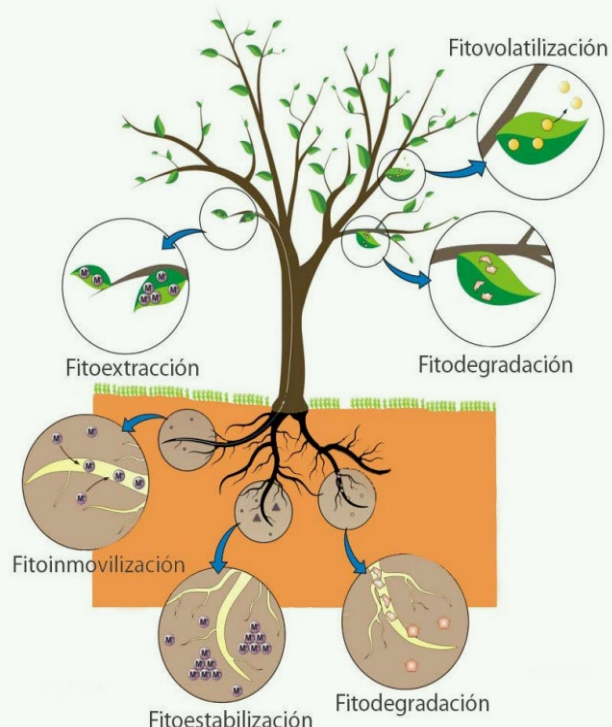
Fitoextracción (acumulación en la biomasa, preferentemente en partes fácilmente cosechables).

Fitoestabilización (acumulación en la biomasa para reducir la biodisponibilidad de los contaminantes, mejorando propiedades físicas y químicas del suelo).

Fitoinmovilización (uso de las raíces para la fijación o inmovilización de los contaminantes en el suelo).

Fitovolatilización (uso de plantas para eliminar los contaminantes del suelo mediante su volatilización y dispersión en la atmósfera).

Fitodegradación (uso de plantas y microorganismos asociados para degradar contaminantes orgánicos).



Fuente: adaptado de Nazareno, *et al.*; (2019).

Según Nazareno, *et al.* (2019), existen diversos trabajos que demuestran la capacidad de algunas especies de rhizobium y hongos micorrízicos arbusculares para establecer relaciones simbióticas con ciertas plantas, mejorando sus capacidades extractivas y degradativas, además de aumentar la tolerancia de las plantas a estas condiciones adversas.

En general, los microorganismos aumentan la eficacia de la fitorremediación mediante la alteración de la acumulación de MP en los tejidos de las plantas o través de la estimulación de la producción de biomasa vegetal.

La inmovilización de los MP en el suelo, según Nazareno, *et al.*; (2019) se puede realizar mediante una sucesión de siete procesos diferentes:

- **Proceso 1.** Consiste en reducir la biodisponibilidad de los metales mediante un agente quelante (glomalina) secretado por las micorrizas que precipita el metal pesado por su unión con polifosfatos (Vodnik *et al.*, 2008).
- **Proceso 2 y 3.** Este comprende la unión del MP precipitado a la pared celular del hongo y su posible pasaje a través de una membrana plasmática (Joner *et al.*, 2000). Sin embargo, algunos HMA exhiben la capacidad de absorber metales a través de la alcalinización del sustrato mediante la liberación del ion OH⁻, lo que afecta la estabilidad del metal en el suelo (Budel *et al.*, 2004).
- **Proceso 4.** Si esta barrera es superada, transportadores específicos e inespecíficos de metales, los transportarán al citosol.
- **Proceso 5.** Serán quelados por metalotioneínas (proteínas con grupos tiol (-SH) capaces de unirse a metales pesados) producidas por estos hongos (Gohre y Paszkowski, 2006).
- **Proceso 6 y 7.** En esta parte final ocurre la exportación del MP transformado en una forma menos contaminante al suelo nuevamente y/o la retención en vacuolas. Además de esto, pueden transportar los MP a través de hifas a las células de la planta (fitoextracción), o inmovilizar los metales en el suelo o en sus propias estructuras (fitoestabilización).

3.3. El rol de las micorrizas arbusculares en la seguridad agroalimentaria

El manejo agrícola conlleva varios problemas ambientales entre los que destacan la ya mencionada excesiva aplicación de fertilizantes químicos y otros agrotóxicos que terminan contaminando los cuerpos de agua y causando su eutrofización. La adición de fertilizantes sin el análisis previo de las condiciones del suelo, además, puede conducir a un desbalance iónico de los mismos, con los consiguientes problemas para las plantas que viven en dicho suelo y sus micorrizas asociadas (Herrera-Peraza *et al.*, 1984; Cuenca, *et al.*; 2007).

Autores como Plenchette *et al.*; (1983) y Harrison, (1997) citados por Guerra, (2008) afirman que la fertilización química puede disminuirse entre un 50 y 80%, si se hace uso de MA, por su capacidad de mejorar la absorción de nutrientes del suelo. Esta disminución en el uso de fertilizantes químicos, ayudaría a reducir problemas de contaminación en suelos, cursos de aguas y demás acuíferos (Cuenca *et al.*; 2007), y se lograría una agricultura más eficiente.

A pesar de sus bondades, existen diversos factores como las prácticas culturales agrícolas, particularmente la adición de fertilizantes, aplicaciones de pesticidas y rotaciones de cultivos, que pueden afectar el desarrollo, actividad y supervivencia de las MA en el suelo (Gianianazzi, 1994; Guerra, 2008).

Un impacto negativo y directo a las MA, sería una alta fertilización química con Nitrógeno (N), Fósforo (P) y Potasio (K) al suelo, ya que ésta disminuye la colonización de las MA, a tal grado que difícilmente se encontrarán asociaciones simbióticas en suelos cultivados intensivamente (Gianianazzi, 1994; Guerra, 2008). Esta práctica puede llegar a disminuirse con un uso eficiente de MA.

En cuanto a los efectos contra patógenos de las plantas, existen diversas experiencias que demuestran, su beneficio de las micorrizas sobre la incidencia y severidad de infestación de éstos hongos patógenos de los suelos (Blanco y Salas, 1997). Así mismo, los autores afirman que los efectos de las infecciones radiculares ocasionadas por nemátodos son menores en

plantas micorrizadas que en plantas no micorrizadas. Lo que se traduce en términos práctica en una reducción del uso de agroquímicos para el control de enfermedades en los cultivos.

En este sentido, en las últimas décadas se ha intentado cambiar en el ámbito global los paradigmas de la producción agrícola que implicaban el uso intensivo de energía, maquinaria y sustancias químicas (la llamada revolución verde) por un nuevo concepto, el de la agricultura sustentable. Según ese nuevo paradigma la agricultura sustentable es un "sistema integrado de prácticas de producción vegetal y animal que a largo plazo debe a) satisfacer las necesidades humanas de fibra y alimentos b) mejorar la calidad ambiental y la base de recursos naturales de los cuales depende la economía agrícola c) hacer un uso eficiente de los recursos no renovables d) sostener la viabilidad económica de las actividades agrícolas y e) aumentar la calidad de vida de los agricultores y de la sociedad como un todo" (Jeffries y Barea, 2001; Cuenca, *et al*; 2007).

De tal definición puede deducirse que el uso de las micorrizas resulta en una herramienta útil y de gran importancia económica para acercarnos a una agricultura sustentable. De hecho, existe una creciente conciencia ambiental gracias a la cual está aumentando la demanda de productos con certificación "orgánica", es decir aquellos con la garantía de que durante su fase de cultivo y procesamiento no se han utilizado sustancias químicas artificiales (Cuenca, *et al*; 2007). Por lo anterior, es importante conocer que la mayoría de las plantas de interés agronómico como el cacao, café, coco, algodón, cebolla, ajo, yuca, papa, todos los cítricos, todas las leguminosas y la mayoría de los cereales forman MA; por su parte, los cultivos con raíces gruesas y pocos pelos radiculares, como: el ajo, la cebolla, las leguminosas y los cítricos, tienden a ser aún más dependientes de las mismas (Vacacela, *s.f*).

En atención a todo lo expuesto, se puede concluir que los hongos micorrízicos arbusculares son un insumo microbiológico promisorio para lograr el desarrollo de una agricultura sostenible (Guerra, 2008) el cual solo será posible mediante un aprovechamiento de los microorganismos y otros pobladores del suelo (Blancoy Salas, 1997). Además, se evidencia que las micorrizas tienen un papel fundamental en el funcionamiento de los ecosistemas y poseen un potencial como fertilizantes biológicos; estas dos cualidades son motivos suficientes para considerarlos como uno de los componentes importantes en la agroecología moderna (Guerra, 2008).

Finalmente, Guerra (2008) afirma que el uso de hongos micorrízicos arbusculares encaja en los objetivos múltiples que tiene la agricultura sostenible. Ya que a nivel ambiental, las micorrizas contribuyen al aumento de productividad de los cultivos, así como en la regeneración de comunidades vegetales degradadas y el mantenimiento del equilibrio del ecosistema; a nivel económico, la contribución se da en el aprovechamiento eficiente de fertilizantes, y a nivel social contribuyen en el desarrollo rural integrado, con el uso de recursos biológicos naturales (desarrollo de inóculos nativos) a escala local, favoreciendo el establecimiento de agroecosistemas de producción sustentable.

3.4. El rol de las micorrizas arbusculares en la producción de especies forestales

En términos generales, se considera que las plantas leñosas suelen ser más dependientes de la simbiosis micorrízica que las herbáceas (Flores y Cuenca, 2004).

Sin embargo, algunos estudios indican también que las especies tropicales con raíces fibrosas son más susceptibles a la colonización micorrízica y presentan mayor respuesta en el crecimiento ante el efecto de la simbiosis (Zangaro *et al.*, 2005). Asimismo, la dependencia micorrízica de las especies forestales también puede estar relacionada al estado sucesional de las plantas.

De tal manera que en los trópicos las especies pioneras con semillas pequeñas son más dependientes a las asociaciones micorrízicas en relación a su crecimiento y a la supervivencia inicial (Kiers, *et al.*, 2000).

En el establecimiento de plantaciones comerciales y enriquecimiento de bosques, los HMA deben considerarse como un factor obligado para mejorar la producción. Uno de los efectos deseables a mediano plazo de la inoculación micorrízica es la disminución al ataque de insectos y enfermedades (Negreros, *et al.*, 2011).

Con un plan de manejo eficiente de la inoculación micorrízica en el sector forestal, podría ser factible incrementar los contenidos nutrimentales de las plantas y por lo tanto mejorar su crecimiento (Cáceres, 2021).

Según Negreros, *et al.*; 2011, actualmente es importante desarrollar tecnología que permita aplicar los HMA en los procesos de regeneración de los ecosistemas naturales y en el establecimiento de plantaciones comerciales, particularmente en las regiones tropicales. Una tecnología que permita manejar los HMA desde la fase de producción en vivero con el propósito de aumentar la supervivencia, calidad y crecimiento de las plantas en campo. Esto también implicaría modificar algunas prácticas comunes que se realizan en los viveros y que podrían resultar adversas al establecimiento y funcionamiento de la simbiosis. Aunque los beneficios potenciales de los HMA son importantes, la decisión de manejarlos, debe surgir de estudios que fundamenten la necesidad de realizar la inoculación en las especies y en los sitios que serán utilizados para la reforestación.

Una de las opciones más prometedoras es el estudio del manejo de los HMA, enfocados principalmente a mejorar los métodos de producción de inóculos micorrízicos para especies tropicales, donde la eficiencia de estos se pruebe en prácticas estandarizadas en vivero y se evalúe después del trasplante en campo. Esto es de gran importancia debido a que la respuesta en el crecimiento de cada especie vegetal puede variar considerablemente y afectar la relación costo-beneficio del mantenimiento de la simbiosis (Negreros, *et al.*, 2011).

Al conocer las funciones, servicios ecosistémicos, beneficios y aplicaciones de las micorrizas arbusculares, en la sección siguiente se presentaran los pasos para la preparación y uso de inóculos micorrízicos y se resaltarán ejemplos de experiencias exitosas.

3.4.1. El rol de las micorrizas en plantaciones de *Pinus caribaea*

Las micorrizas, juegan un importante papel en la producción de especies forestales. Santiago (1992), señala que las plantas micorrizadas tienen una mayor ventaja, ya que los hongos micorrízicos ayudan a que las plantas prosperen de mejor forma en un medio determinado, estas mejoran la capacidad de absorción de agua y nutrientes, como consecuencia de aumentar la capacidad exploratoria de la raíz al inducir el engrosamiento y división radicular.

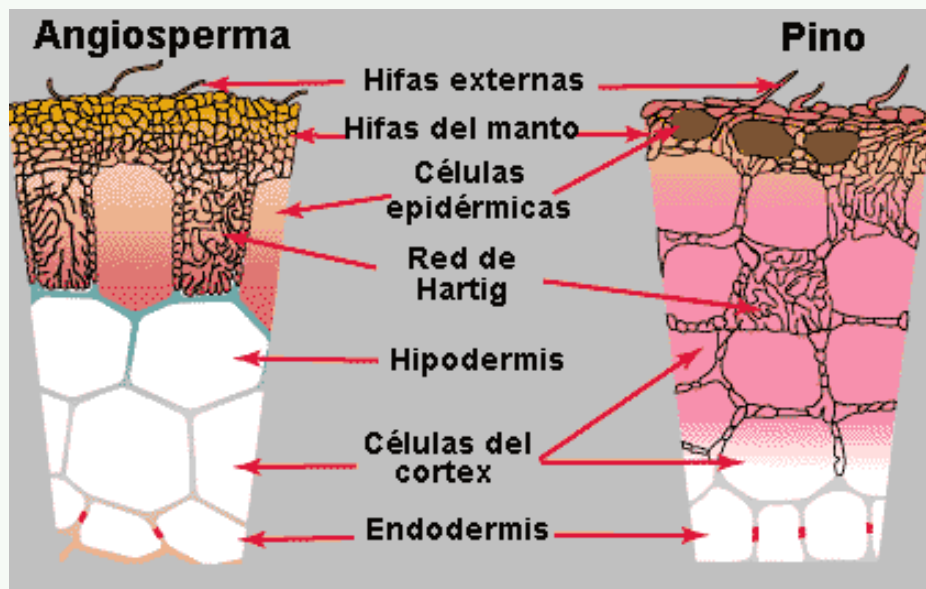
Por su parte, Etayo y De Miguel (1998) establecen que una planta micorrizada puede asimilar diez veces más fósforo que una no micorrizada, por lo que el efecto positivo más visible es el rápido crecimiento y posterior aumento de biomasa forestal producida.

Partiendo de lo descrito en secciones anteriores, recordemos que las micorrizas representan asociaciones simbióticas que se producen entre algunos hongos del suelo y las raíces de las plantas, donde ambos obtienen beneficios; estas han resultado ser indispensable al momento de planificar y ejecutar prácticas silviculturales en el establecimiento de plantaciones forestales; sin embargo, es necesario conocer el tipo de micorrizas que hace simbiosis con el cultivo que se está manejando, ya que de esto depende una buena y exitosa simbiosis.

En el caso de los árboles forestales maderables, Álvarez *et al.*; (2021) afirman que las micorrizas adecuadas son las ectomicorrizas debido a su mecanismo de acción, ya que éstas pueden ayudar a las plantas a aumentar su resistencia a sequías y a suelos pobres.

En las ectomicorrizas, el micelio invade la raíz sin entrar en el interior de las células, en su forma vegetativa comienzan a formar ramificaciones llamadas hifas, las cuales cubren las células de las raíces de los árboles forestales, formando un manto llamado "Red Hartig" (Figura 17).

Figura 17. Forma de invasión de las células por las ectomicorrizas



Fuente: <http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/>.

En la Figura 17, se observa el sistema formado por las ectomicorrizas, este ayuda en el intercambio de nutrientes y a proteger a la planta contra patógenos de raíces. Además, tiene la capacidad de aumentar la ramificación de las raíces al inducir niveles alterados de citoquininas, así como ayudar a aumentar el potencial hídrico, sobre todo en los pinos (Álvarez *et al*, 2021).

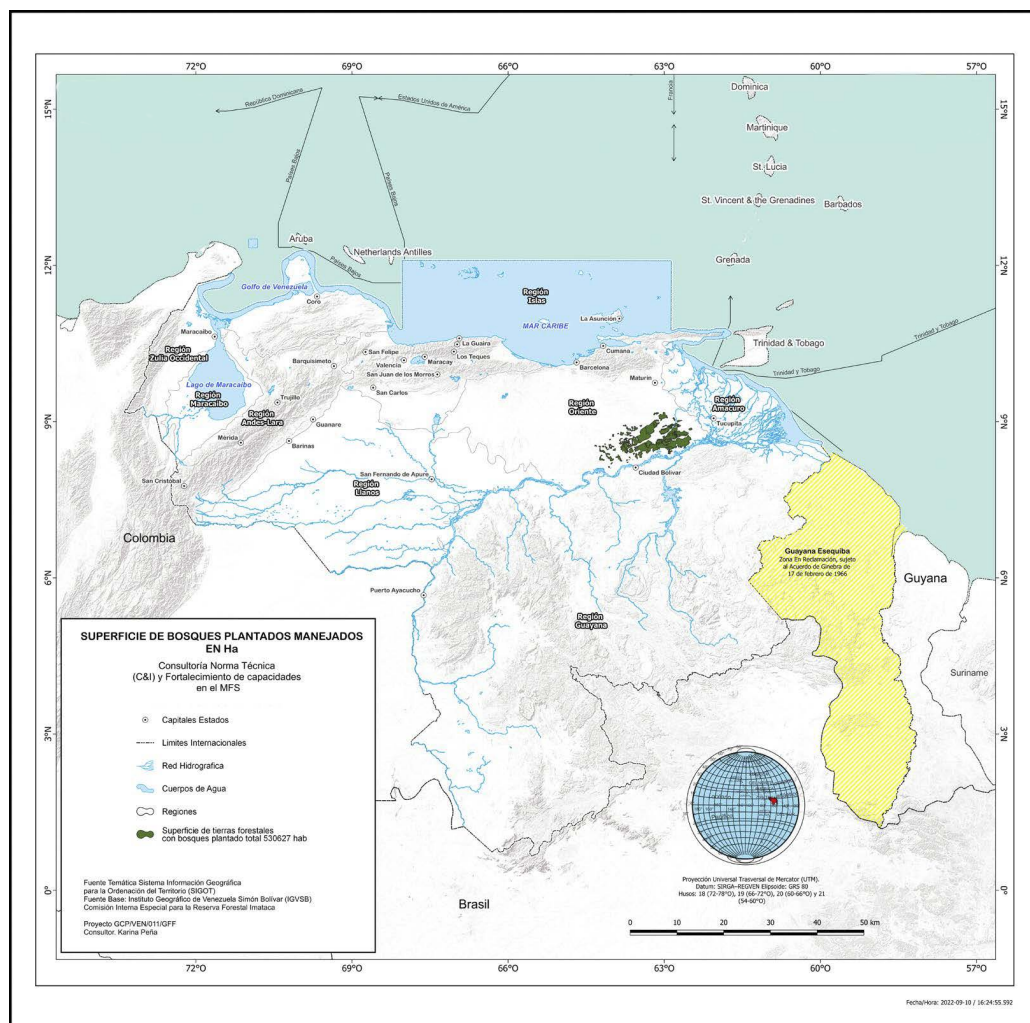
Por lo antes mencionado, Harley y Smith (1983); Meyer (1973), citados por Barroetaveña y Rajchenberg (2003), establecen que la presencia de ectomicorrizas (EM) es un prerrequisito fundamental para el crecimiento normal de las especies de Pináceas.

En este contexto, el pino es una de las especies más ampliamente plantada a nivel mundial y en América (Martínez 2015), por lo que en la República Bolivariana de Venezuela inició el proyecto de producción y plantaciones de pino caribe en el año 1961 por el Ministerio de Agricultura y Cría, la Corporación Venezolana de Guayana (CVG) y posteriormente con CONARE.

En la actualidad, las principales empresas vinculadas a estas plantaciones de pino caribe son la privada MASISA S.A. la que fuera antes de su fusión, filial de Terranova, la estatal Maderas del Orinoco C.A. antes PROFORCA y a partir del año 2018 se denomina como empresa mixta Mavetur (Maderas de Venezuela y Turquía) de conformidad con el Decreto N° 3667 y en la Gaceta Oficial N° 41588.

Esto permitió que desde el año 1968 hasta la actualidad, el país cuente con plantaciones forestales de *Pinus caribaea* Mor. var *hondurensis* establecidas en una superficie de 600 000 hectáreas entre los estados Monagas y Anzoátegui, ubicados en el oriente del país con fines industriales y comerciales (Figura 18).

Figura 18. Representación cartográfica de las plantaciones forestales con pino caribe en la República Bolivariana de Venezuela



Fuente: SIGOT, 2022.

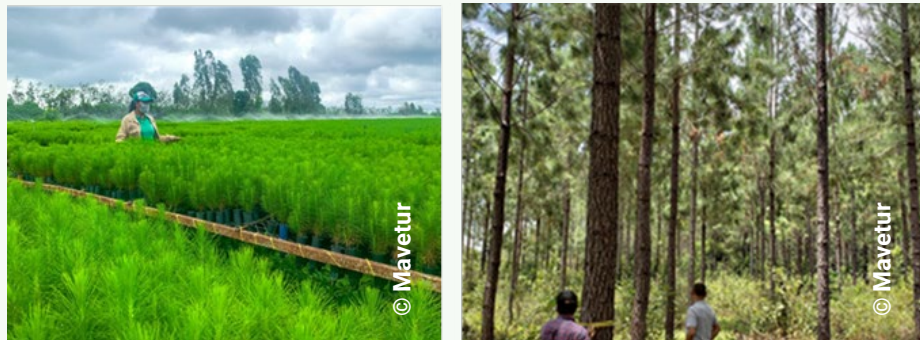
Es importante destacar que el material genético empleado para el proyecto iniciado en el año 1961, correspondió a semillas certificadas de pino caribe traídas de Honduras. A través de los años, en los huertos de Santa Cruz de Bucaral (estado Falcón) y San Antonio de Maturín (estado Monagas), se obtuvo una semilla criolla adaptada a las condiciones de nuestro país, el cual garantiza el autoabastecimiento y ofrece oportunidades de exportación de este insumo (Ascanio, 2021).

Desde inicio de las plantaciones de pino caribe, las semillas en vivero y en la fase de plantación fueron inoculadas con esporas de hongos formadores de micorrizas; esto garantizó que los hongos micorrízicos suministraran a las plantas, los nutrientes que las raíces no podían formar y proporcionándole la energía en forma de dióxido de carbono (CO₂) dando como resultado que las plantas se adaptaran a suelos de textura suelta, además de un rápido crecimiento de las raíces (Ascanio, 2021).

Por tanto, la presencia de hongos ectomicorrícicos en las raíces de plantas utilizadas para reforestar y en plantaciones forestales industriales, ha demostrado ser una cualidad que mejora el crecimiento y resistencia de las mismas, por lo que ésta se ha empleado en programas de reforestación en diversos países como: Puerto Rico, Venezuela, Ecuador, España, Francia, Italia, Liberia, entre otros (Reyes, 2004).

Lo antes descrito, conlleva a que en el país, se convirtiera el uso de micorrizas (ectomicorrizas) en una práctica silvicultural clave para asegurar la sobrevivencia y crecimiento de las plantaciones forestales de pino caribe, logrando así su resistencia a condiciones climáticas extremas y suelos pobres en nutrientes, permitiendo revertir el proceso de degradación de tierras asociados a erosión eólica. En atención a ello, y con fines de recuperación de las áreas afectadas y actividades de forestación, la empresa mixta Mavetur en el período 2020-2021, continúa la producción de plantas de pino caribe micorrizadas y ha establecido 12 millones de plantas de pino caribe en 2 500 hectáreas (Mavetur, 2021) (Figura 19).

Figura 19. Vista de las actividades de Mavetur en la producción de plantas micorrizadas y plantaciones de pino caribe



Fuente: Mavetur (2021) disponible en <https://mavetur.com/>.

Importancia del uso de las micorrizas en los pinos

Cano (2017), afirma que la simbiosis entre coníferas y micorrizas, especialmente en *Pinus caribaea*, es imprescindible para su buen desarrollo, la habilidad que poseen las plantas micorrizadas para utilizar en forma eficiente fosfatos no solubles, ayuda tanto al desarrollo de la micorriza, como a la fertilidad de los suelos. Así mismo, se pueden enumerar los siguientes beneficios que obtienen las plantas de pino micorrizadas:

1. Mejoran de la capacidad de absorción de agua y nutrientes;
2. Aumenta la capacidad exploratoria de la raíz;
3. Asimila diez veces más fósforo que una no micorrizada, por lo que se observa rápido crecimiento de la planta (Etayo y De Miguel, 1998);
4. Mayor supervivencia en vivero y en campo;
5. Mayor producción de biomasa en campo;
6. Se mejora la calidad de la planta, por lo tanto son plantas con mayor vigor, protegidas contra enfermedades y patógenos de la raíz.

Inoculación artificial de micorrizas en plantas de pino caribe producidas en vivero

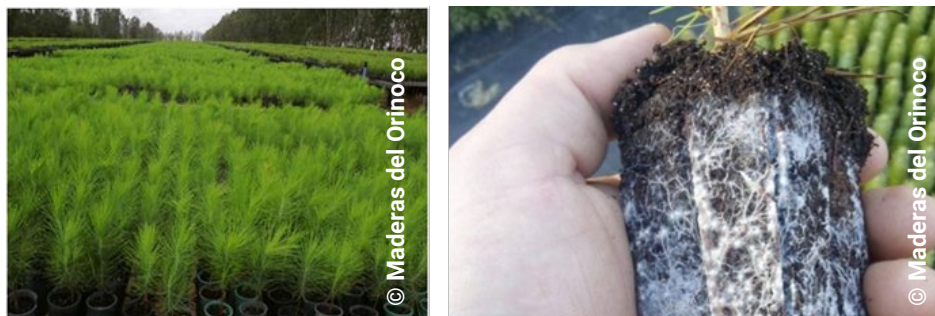
La introducción artificial de hongos micorrízicos es utilizada para asegurar una buena micorrización en plantas producidas en viveros (Reyes, 2004), con la finalidad de garantizar su sobrevivencia en campo. La familia Pinaceae se asocia con hongos formadores de ectomicorrizas de los géneros *Thelephora*, *Pisolithus*, *Amanita*, *Boletus*, *Coltricia*, *Gyroporus*, *Hebeloma*, *Lycoperdon*, *Rhizopogon*, *Scleroderma*, *Suillus*, *Tylopilus* (Pérez y Read, 2004). En Venezuela las especies generalmente utilizadas son *Pisolithus tinctorius*, *Thelephora terrestris*, *Pisolithus arrhizus*, entre otros. Según Fo (2001), algunos parámetros que deben ser considerados en la inoculación de plantas con micelio de hongos, son los siguientes:

1. Que los hongos sean de fácil aislamiento;
2. Que el micelio presente una tasa importante de crecimiento en cultivo puro;
3. Que los cultivos presenten efectividad como inóculo en el hospedero;
4. Que los inóculos sean efectivos sobre el crecimiento y vigor del hospedero;
5. Que las cepas presenten adaptación ecológica y variación ecotípica;
6. Que los hongos presenten especificidad con el hospedero.

¿Cómo reconocer una planta de pino micorrizada?

Según Vega (1962) el método más seguro para reconocer una planta micorrizada es observar o examinar su sistema radicular, ya que la presencia de micorriza se advierte con facilidad a simple vista, por el manto de micelios desarrollado que cubren externamente la raíz (Figura 20).

Figura 20. Vivero de pino caribe y vista de planta de pino en vivero micorrizada



Fuente: Maderas del Orinoco C.A y <https://www.fusagri.com/bioeconomia-post/bosque-uverito/>.

Técnicas de Inoculación comúnmente utilizadas en las prácticas silviculturales en las plantaciones de pino

Según Mikola (2005) y citado por Caso (2018) establece los siguientes métodos de micorrización:

1. **Inóculo bruto o suelo micorrizado:** este puede ser con ectomicorrizas o endomicorrizas el cual consiste en utilizar suelo infestado con hongos micorrízicos (esporas, micelios, raíces con vesículas y arbusculos) colectado de plantaciones ya establecidas, su uso se realiza extendiendo una capa delgada de dos a cinco centímetros sobre la tierra dentro de la bolsa de polietileno o mezclando dentro de la masa de tierra (Figura 21). Las dificultades de este método son la posible introducción de algún agente patógeno junto con el suelo colectado y la labor de transporte del mismo, la proporción de suelo micorrizado debe constituir alrededor del 10% (Mikola, 1969; Chavarri y Rojas, 1991).

Figura 21. Esquema de representación método suelo micorrizado



Fuente: elaboración propia

2. Inóculo esporal o cuerpos fructíferos: son suspensiones de esporas obtenidas a partir de los fragmentos del carpóforo, triturando en una licuadora sólo zetas maduras con agua destilada y estéril hasta obtener una solución homogénea. Esta se aplica directamente a las plantas de una manera homogénea antes o al momento de siembra para dar tiempo a que las esporas germinen y desarrollen los micelios, repitiendo el procedimiento dos semanas después para garantizar una mejor micorrización (Figura 22); así mismo los porcentajes de micorrización con este tipo de inóculo son muy altos ya que la cantidad de esporas inoculadas al sustrato son suficientes y muy elevadas.

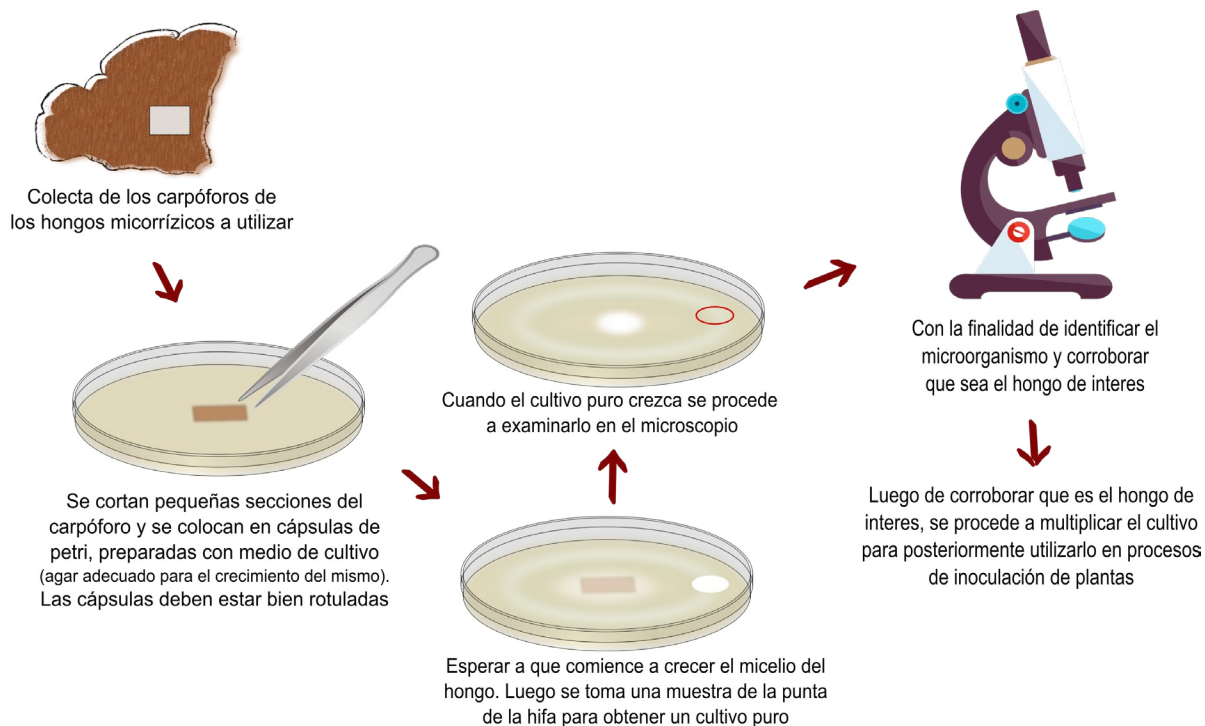
Figura 22. Esquema de representación método Inóculo esporal o cuerpos fructíferos



Fuente: elaboración propia

3. **Inóculo micelial o cultivo puro:** consiste en la obtención de micelios en laboratorios mediante el aislamiento de tejidos fúngicos extraídos de los carpóforos para su posterior cultivo por lo que requiere un mayor esfuerzo ya que con este tipo de inóculo se obtiene un mayor porcentaje de micorrización (Figura 23). Pronamachs, (1998) citado por Caso (2018) afirma que este método tiene la limitante de que varias especies de hongos de ectomicorrizas son difíciles de cultivar en medios artificiales. Sin embargo, es el método de micorrización más eficiente, selectivo y seguro.

Figura 23. Esquema resumido del método Inóculo micelial o cultivo puro



Para la obtención en laboratorio de cultivos puros, se deben tomar en cuenta todos los pasos para tal fin, cumpliendo con las buenas prácticas de laboratorio y las técnicas para el aislamiento de microorganismos.

Fuente: elaboración propia

4. Pasos para la preparación y uso de inóculos micorrízicos

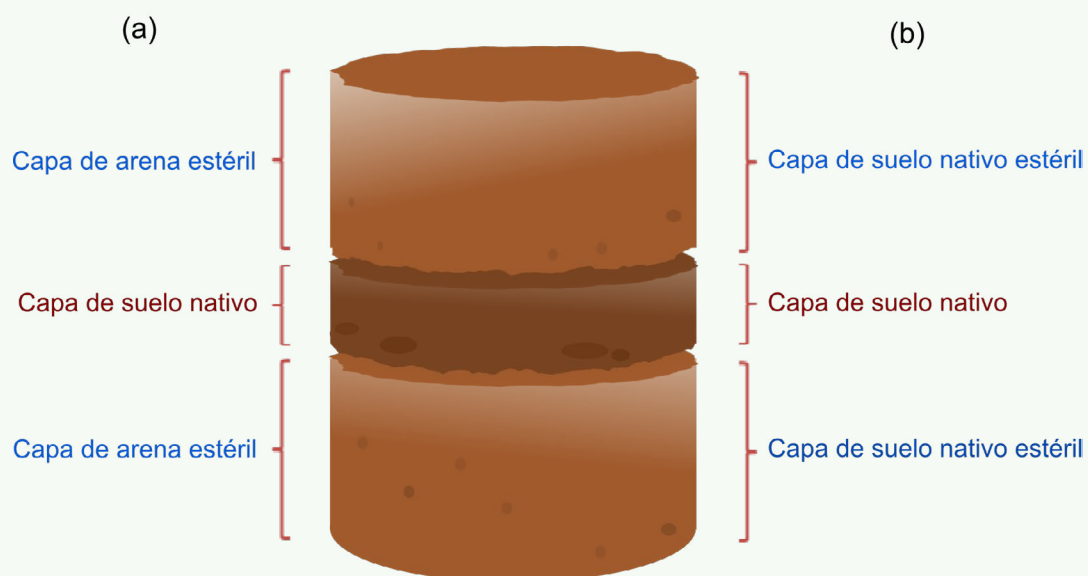
Para la producción de bioinsumos de micorrizas arbúsculares (MA) y bacterias asociadas, el principio básico es la selección de hospederos apropiados (Salas y Blanco, 2000; Cáceres, 2021). Los hongos MA son simbioses obligados, por lo tanto, el inóculo tiene que producirse multiplicando al hongo en raíces de plantas hospedantes susceptibles o altamente micotróficas (Cáceres, 2021).

Por otro lado, las plantas deben reunir ciertas condiciones fisiológicas, tales como no ser selectiva (exclusiva) a las diferentes especies del hongo, adaptarse a un amplio rango de clima y suelos, tener alto porcentaje de germinación sin que sean necesarios aplicar complejos tratamientos pregerminativos (Cáceres, 2021).

Por lo anterior, el primer paso para la preparación de inóculos de MA, es seleccionar el hospedero adecuado para que se garantice una buena relación planta-HMA y se pueda producir un buen inóculo, describimos a continuación los pasos:

- a. Selección del hospedero (planta trampa) deben ser plantas con alta capacidad germinación y de crecimiento rápido (generalmente leguminosas) y en lo posible que las plantas trampa sean micotróficas obligadas;
- b. Seleccionar el área de producción, bancal o recipientes de madera;
- c. Seleccionar suelo de partida (muestreo previo) se debe seleccionar un suelo nativo (suelo con raíces, micelio, esporas) cercano a la raíz. Se Preparan los bancales con el inóculo nativo, esto se puede hacer de diferentes formas, para fines de esta guía se recomiendan de dos formas (Figura 24).
 - Utilizando una capa de arena estéril + una capa de suelo nativo + una capa de arena estéril.
 - Utilizando una capa de suelo nativo estéril + una capa de suelo nativo (sin esterilizar) + una capa de suelo nativo estéril.

Figura 24. Esquema de disposición de capas de suelo para multiplicación de inóculos de micorrizas arbusculares



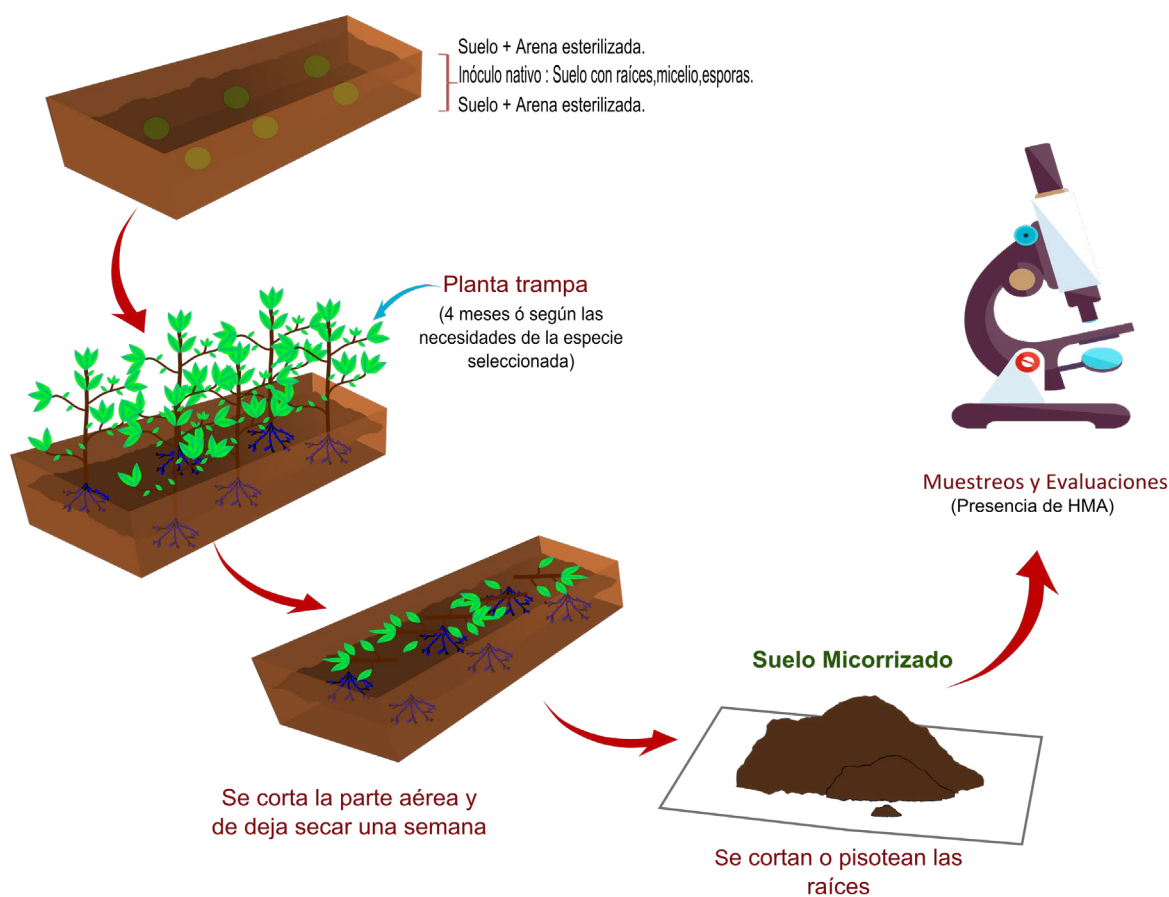
Fuente: adaptado de Rivillas, et al; 2012.

- d. Proceso de multiplicación: se siembra la semilla de la *planta trampa* seleccionada, para esto se llevan a cabo los procedimientos generales que se utilizan para la siembra de materiales por semilla:
 - obtención de las semillas;
 - limpieza;
 - proceso de germinación;
 - siembra de las semillas germinadas;
 - riegos;
 - monitoreo de las plantas para evitar presencia de insectos plagas y de posibles enfermedades (Rivillas, et al; 2012).

Este proceso de multiplicación (dentro de la fase de viveros) tiene un periodo de duración entre 4 a 9 meses, dependiendo del potencial genético de la especie seleccionada (Figura 25).

Como un ejemplo de ello, Cáceres (2021) reporta para una especie de leguminosa (*Vigna radiata*) un periodo de multiplicación o espera aproximado de un lapso 4 meses; y Rivillas, *et al.* (2012) reporta un tiempo de espera de entre 6-9 meses para las especies *Brachiariadecumbens* Stapf. y *Puerariaphaseoloides* (Roxb.) Benth).

Figura 25. Esquema de proceso de multiplicación de micorrizas arbusculares



Fuente. elaboración propia.

- Luego de estos meses se suspende el riego por una semana y se procede a cortar la parte aérea de las plantas. Se deja secar por una semana;
 - Al secar se debe pisotear o cortar raíces, se toma el suelo micorrizado se coloca sobre un plástico y se pisotean o cortan las raíces, se mezcla bien el suelo ya micorrizado;
 - Luego se realizan muestreos y evaluaciones, para determinar la cantidad de esporas producidas y la colonización de las raíces del hospedante (Rivillas, *et al.* (s.f)).
- e. Proceso de inoculación, una vez que se tenga el suelo ya micorrizado, se procede a inocular las plantas del cultivo (agrícola o forestal) de nuestro interés.
- Se toma una pequeña porción de inóculo de micorriza, del suelo micorrizado;
 - Se extrae una pequeña porción de suelo cercano a la raíz, de las plantas de nuestro interés;
 - En el lugar donde se extrajo la porción de suelo, colocamos la porción de inóculo (suelo micorrizado);
 - Se procede a tapar la zona cercana a la raíz.

5. Experiencias en la República Bolivariana de Venezuela-caso especies forestales

5.1. Experiencia del uso de micorrizas en plantaciones industriales

Desde que se establecieron las plantaciones forestales de *Pinus caribaea* Mor. *var hondurensis*, al sur de los estados Anzoátegui y Monagas, se tomó como prioridad, inducir y establecer en los lugares de plantación asociaciones hongo-raíz; todas las plantas eran inoculadas con esporas de hongos formadores de micorrizas, como estrategia de adaptación y sobrevivencia para la nueva especie que se estaba introduciendo. Los suelos de la zona de establecimiento de las plantaciones, son suelos de textura predominantemente arenosa con escasa presencia de limos y arcillas; siendo la caolinita el tipo de arcilla predominante en la zona (Petit, 2001). La fertilidad natural de estos suelos es muy baja y el pH es fuertemente ácido (Escobar, 1995, Petit, 2001). Sin embargo, el pino caribe se adaptó y desarrolló de manera satisfactoria, para cubrir la demanda de pulpa para papel de la época y en la actualidad se considera uno de los rubros más importantes en la industria maderera del país. En estudios realizados, en la zona de plantación, se ha encontrado la presencia de gran cantidad de hongos micorrízicos, encontrándose con mayor frecuencia *Pisolithus tinctorius* y *Thelephora terrestris*, esto da indicios de que la zona ya posee una microbiota nativa en el suelo, adecuada para establecer programas de micorrización.

5.2. La experiencia del uso de micorrizas con especies nativas en las comunidades indígenas kariña de la reserva forestal Imataca, estado Bolívar, República Bolivariana de Venezuela

Existen estudios realizados en las zonas tropicales que han aportado evidencias positivas, en cuanto a las respuestas de especies arbóreas a la inoculación con especies de HMA nativas y/o introducidas (Rincón y Col, 2012; Zangaro y Col, 2003; Cáceres y Col, 2014; Cáceres y Kalinhoff, 2014; Cáceres, 2021). Estos estudios han reportado la mejora en el desarrollo óptimo de plantas cultivadas, una mayor tolerancia a las condiciones locales, mayor desarrollo de las plantas y aumento en la cantidad de propágulos infectivos que requiere una especie para alcanzar un crecimiento óptimo y adecuado (Caravaca y Col 2005; Pasqualini y Col 2007; Herrera y Col, 2011; Cáceres, 2021).

Uno de los casos de estudio más recientes que merecen ser destacados se toma como referencia los ensayos y talleres de producción de inóculos micorrízicos y rizobacterias en bancales, realizados en comunidades kariña de la reserva forestal Imataca (RFI), realizado por Cáceres, (2021). La autora a través del establecimiento de ensayos en diferentes comunidades, utilizó micorrizas arbusculares nativas, para inocular especies de importancia en la zona. Con ello pudo constatar el efecto de las mismas, sobre el crecimiento de especies forestales y especies frutales en los viveros de comunidades como: La Fortaleza, Cafetal, La Iguana, Botanamo, Pozo Oscuro, la Esperanza, Matupo I y II, y del campamento ENAFOR-Upata.

Además, a partir del estudio y análisis taxonómico de las HMA, en inóculos producidos en la reserva forestal de Imataca (RFI); se encontró y pudo catalogar la presencia de especies como: *Glomus brohultii*, *Glomus trufemii* y el morfotipo IM-Glo-1 (*Claroideoglomus* sp.). Los inóculos utilizados fueron mixtos, compuestos por especies como: *Claroideoglomus uncatum* y *Rhizoglomus manihotis*. Las especies forestales utilizadas fueron: *Hymenaea courbaril* (algarrobo), *Enterolobium cyclocarpum* (caro caro) e *Inga edulis* (guamo), entre otras (Cuadro 6) y como resultado obtuvo un efecto beneficioso de los inóculos de micorriza sobre el crecimiento de todas las especies analizadas en un periodo de 3 y 4 meses (Figura 26).

Figura 26. Efecto de la inoculación de especies nativas, ensayo en las comunidades kariñas de la reserva forestal Imataca



a) Crecimiento de *Swieteniamacrophylla* (caoba)



b) Crecimiento de *Copaiferaofficinalis* L. (aceite)

Fuente: Alicia Cáceres (2021).

Cuadro 6. Especies nativas utilizadas en ensayos realizados por Cáceres (2021) en las comunidades kariñas de la reserva forestal Imataca

N°	Especie	Nombre común	Inóculo
1	<i>Enterolobiumcyclocarpum</i>	Caro-caro	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
2	<i>Hymenaeacourbaril</i>	Algarrobo	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
3	<i>Inga edulis</i>	Guamo	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
4	<i>Platyniciumpinnatus</i>	Roble	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
5	<i>Cedrelafisscilis</i>	Cedro amargo	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
6	<i>Handroanthusimpetiginosus</i>	Puy	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
7	<i>Swieteniamacrophylla</i>	Caoba	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
8	<i>Copaiferaofficinalis</i> L	Aceite	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
9	<i>Peltogyneporphyrocardia</i> Benth	Zapatero	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
10	<i>Coffearobusta</i>	Café	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados
11	<i>Annonamuricata</i>	Guanábana	Formulado de micorrizas y microorganismos asociados

Fuente: adaptado de Cáceres (2021).



Bibliografía



Bibliografía

Abate, S.; Ávila, C.; Müller, Y. 2016. Micorrizas. Microbiología Ambiental. UNRN.

Agrios, G. 1996. Fitopatología; 2ª edición; Edit. Limusa. México

Aguilera, L.; Olalde, V.; Arriaga, M., Contreras, R. 2007. Micorrizas arbusculares. Ciencia Ergo Sum. Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México vol. 14, núm. 3, noviembre-febrero, 2007, pp. 300-306. Consultado: 09 de agosto de 2022. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=10414307>

Álvaro, G. 2019. Micorrizas: simbiosis beneficiosa. Laboratorio Fertibox. Consultado: 20 de septiembre de 2022. <https://www.fertibox.net/single-post/micorrizas>.

Bader, N., Alsharif, E., Nassib, M., Alshelmani, N., y Alalem, A. 2019. Phytoremediation potential of Suaedavera for some heavy metals in roadside soil in Benghazi, Libya. AsianJournal of Green Chemistry, 3(1. pp. 1-124), 82-90.

Balestrini, R.; Lanfranco, L. 2006. Fungal and plant gene expression in arbuscularmycorrhizal symbiosis. Mycorrhiza 16: 509-524.

Barker, S.; Tagu, D.; Delp, G. 1998. Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbiosis. Plant Physiology, 116: 1201-1207.

Barrer, S. 2009. El uso de Hongos Micorrizicos Arbusculares como una alternativa para la agricultura. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Vol 7 No. 1 Enero - Junio 2009. Consultado: 08 de agosto de 2022. <http://www.scielo.org.co/pdf/bsaa/v7n1/v7n1a14.pdf>

Blanco, F.; Salas, E. 1997. Micorrizas en la Agricultura: Contexto Mundial e Investigación realizada en Costa Rica. Agronomía Costarricense 21(1): 55-67. 1997. Consultado: 28 de agosto de 2022. https://www.mag.go.cr/rev_agr/v21n01_055.pdf

Blanco, F.; Y Salas, E. 2000. Selección de plantas hospederas y efecto del fósforo para la producción de inóculo de hongos formadores de micorrizas arbusculares por el método de cultivo en macetas. Agronomía Costarricense. P. 26

Bowen, G. 1987. The biology and physiology of infection and its development.

Braunberger, P.; Abbott, L. y Robson, A. 1997. Early vesiculararbuscularmycorrhizal colonization in soil collected from an annual clover-based pasture in a Mediterranean environment: soil temperature and timing of autumn rains. Aust. J. Agric. Res. 48:103-110.

Budel, B., Weber, B., Kuhl, M., Pfanz, H., Sultemeyer, D., y Wessels, D. 2004. Reshaping of sandstone surfaces by cryptoendolithic cyanobacteria: Bioalkalization causes chemical weathering in arid landscapes. Geobiology, 2, 261–268.

Cáceres, A. 2021. Ensayos y talleres de producción de inóculos micorrízicos y rizobacterias en bancales, en comunidades kariña de la reserva forestal Imataca. Documento de uso interno del proyecto: GCPVEN011 GFF-Ordenación Forestal Sustentable y Conservación del Bosque en la Perspectiva Ecosocial. Caracas.

- Cáceres, A.; Kalinhoff, C.** 2014. Efecto de la perturbación producida por la extracción de arena sobre las micorrizas arbusculares (MA) en un bosque seco tropical. Consultado: 09 de agosto de 2022. <https://www.researchgate.net/publication/272091616>.
- Camprubí, A.; Calvet, C.; García, F. (s.f).** Contribución de las micorrizas arbusculares al cultivo de la vid. Consultado: 29 de agosto de 2022. https://www.infoagro.com/documentos/contribucion_micorrizas_arbusculares_al_cultivo_vid.asp.
- Caravaca, F.; Alguacil, M.; Barea, J.; Roldán, A.** 2005. Survival of inocula and native AM fungi species associated with shrubs in a degraded mediterranean ecosystem. *Soil Biol. Biochem* 37:227-238.
- Chibuikwe, G., y Obiora, S. (2014). Heavy metal polluted soils: effect on plants and bioremediation methods. *Applied and environmental soil science*.
- Clark, C.; Zeto, S. y Zobel, R.** 1999a. Arbuscularmycorrhizal fungal isolate effectiveness on growth and root colonization of *Panicumvirgatum* in acidic soil. *Soil. Biol. Biochem.* 31:1757-1763.
- Clark, C.; Zeto, S. y Zobel, R. (1999b). Effects of mycorrhizal fungus isolates on mineral acquisition by of *Panicumvirgatum* in acidic soil. *Biol. Fertil. Soil.* 9:167-196.
- Cuenca, G., Cáceres, A., Oirdobro, G., Hasmy, Z., y Urdaneta, C.** 2007. Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia*, 32(1), 23-29. Consultado: 30 de julio de 2022. http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442007000100006&lng=es&tlng=es.
- Cuenca, G.; Cáceres, A.; Oirdobro, G.; Hasmy, Z.; Urdaneta, C.** 2007. Las micorrizas arbusculares como alternativa para una agricultura sustentable en áreas tropicales. *Interciencia* 32(1):23-29.
- Díaz, L., Álvarez, A., y Oria de Rueda, J. (2003). Integración de la producción fúngica en la gestión forestal. Aplicación al monte "Urcido" (Zamora). *Invest. Agrar. Sist, Recur. For.* 12(1):5-19
- FAO.** 2017. Directrices voluntarias para la gestión sostenible de los suelos. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura Roma, Italia: 1-26.
- Figuerola, D.** 2004. Estrategias para la recuperación de suelos degradados. *Revista de industria, Distribución y Socioeconomía Hortícola*, 175, 36-39. ISSN 1132-2950
- Finlay, R.** 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1115-1126.
- Flores, C., y Cuenca, G.** 2004. Crecimiento y dependencia micorrízica de la especie pionera y polenectarífera *Oyedaeaverbesinoides* (Tara amarilla), Asteraceae. *Interciencia* 29: 632-637
- Frank, A., y Trappe, J.** 2005. On the nutritional dependence of certain trees on root symbiosis with belowground fungi (an English translation of A.B. Frank's classic paper of 1885). *Mycorrhiza*, 15(4), 267-275. doi:10.1007/s00572-004-0329-y
- Garbaye, J.** 1994. Helper bacteria - a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128: 197-210.
- García, R.** 2006. Efecto de las micorrizas arbusculares sobre la regulación de genes implicados en el metabolismo carbonado en plantas de tomate (*Solanum esculentum*). Universidad de Granada. Tesis doctoral, 246 p.

Garzón, L. 2016. Importancia de las micorrizas arbusculares (MA) para un uso sostenible del suelo en la Amazonia colombiana. *Revista Luna Azul*, (42): 1-19.

Genre, A., Chabaud, M., Timmers, T., Bonfante, P., y Barker, D. 2005. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Elicit a Novel Intracellular Apparatus in *M. truncatula* Root Epidermal Cells before Infection. *Plant Cell*, 17, 3489-3499.

Gianinazzi, S.; Gianinazzi-Pearson, V.; Dexheimer, J. 1979. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. III. Ultrastructural localization of acid and alkaline phosphatase in onion roots infected by *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.). *New Phytologist*, 82, 127-132.

Gohre, V., y Paszkowski, U. 2006. Contribution of the arbuscularmycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta*, 223, 1115–1122.

Guerra, B. 2008. Micorriza Arbuscular. Recurso microbiológico en la agricultura sostenible. *Tecnología en Marcha*, 21(1): 191-201.

Guzmán, R.; Ferrera, R. y Etchevers, J. 1988. *Leucaena leucocephala*, a plant of high mycorrhizal dependence in acid soils. *Leucaena Res. Rep.* 9: 69-73.

Hause, B., Stenze, I., Miersch, O., Maucher, H., Kramell, R., Ziegler, J. y Wasternack, C. 2006. Tissue-specific oxylipin signature of tomato flowers: allene oxide cyclase is highly expressed in distinct flower organs and vascular bundles. *Plant J.*;24:113–126.

Hernández, L.; Guerra, V.; Santiago, G.; Cuatlal, P. 2011. Propagación y micorrización de plantas nativas con potencial para restauración de suelos. *Revista mexicana de ciencias forestales*. Consultado: 07 de septiembre de 2022. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-11322011000500008&lng=es&tlng=es.

Herrera, R.; Hamel, C.; Fernández, F.; Ferrer, R.; Furrázola, E. 2011. Soil-strain compatibility: the key to effective use of arbuscular mycorrhizal inoculants? *Mycorrhiza* 21: 183–193

Hoeksema, J. et al. 2018. “La historia evolutiva de plantas hospedantes y simbioses de hongos predice la fuerza del mutualismo micorrízico”. *Biología de las comunicaciones*. 1: 116. doi: 10.1038/s42003-018-0120-9 . PMC 6123707 . PMID 30271996.

Jansa, J.; Mozafar, A.; Kuhn, G.; Anken, T.; Ruh, R.; Sanders, I. y Frossard, E. 2003. Soil tillage affects the community structure of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecol. Appl.* 13:1164-1176.

Jeffries, P.; Barea, J. 2001. Micorrizas arbusculares: un componente clave de los ecosistemas sostenibles de plantas y suelos. En: B. Hock (Ed.), *The Mycota. IX Asociaciones fúngicas*. Berlín: Springer Verlag. Consultado: 4 de agosto de 2022. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-07334-6_6.

Johnson, N. C., y Jansa, J. 2017. Micorrizas: at the interface of biological, soil, and earth sciences. In *Mycorrhizal Mediation of Soil* (pp. 1-6). Elsevier.

Johnson, N.; Jansa, J. 2017. Capítulo 1. Micorrizas: At the Interface of Biological, Soil, and Earth Sciences. Editores: Johnson, N.; Gehring, C.; Jansa, J. *Mycorrhizal Mediation of Soil: Fertility, Structure, and Carbon Storage*. Pag. 1-6.

Joner, E., Briones, R., y Leyval, C. 2000. Metal-binding capacity of arbuscularmycorrhizal mycelium. *Plant and Soil*, 226, 227–234.

Kiers, E., Lovelock, C., Herre, E. 2000. Differential effects of tropical arbuscularmycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecol. Lett.* 3: 106-113

Kogel, K. H. 2008. Compatible Host–microbe Interactions: Mechanistic Studies Enabling Future Agronomical Solutions. *Journal of Plant Physiology*, 165, 1-8.

Maia, L., Yano-Melo, A. 2001. Germination and germ tubegrowth of the arbuscularmycorrhizal fungi *Gigasporaalbida* in different substrates. *Brazilian Journal of Microbiology*. Consultado: 17 de agosto de 2022. <https://www.scielo.br/j/bjm/a/nRvYwSqtHb79W6B8t8fNnjp/?lang=en&format=pdf>.

Matsubara, Y.; Harada, H. 1996. Effect of constant and diurnally fluctuating temperatures on arbuscularmycorrhizal fungus infection and growth of infected asparagus (*Asparagus officinalis* L) seedlings. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 65:565-570.

Meier, S., Borie, F., Bolan, N. y Cornejo, P. 2012. Phytoremediation of metal-polluted soils by arbuscularmycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 42 (7), 741-775.

Miller, S. 2000. Arbuscularmycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytol.* 145:145-155.

Nazareno, M.; Ruscitti, M. y Arango, M. 2020. Micorrizas Arbusculares: Biología y Aplicaciones en el Sector Agro-Forestal. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 135 p.

Oehl, F.; Sieverding, E.; Palenzuela, J.; Ineichen, K.; Gladstone, A. 2011. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus*. Consultado: 28 de septiembre de 2022. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.02.10>.

Pasqualini, D.; Uhlmann, A.; Stürmer, S. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungal communities influence growth and phosphorus concentration of woody plants species from the Atlantic rain forest in South Brazil. *For. Ecol. Manag.* 245:148-155.

Pérez, A., Rojas, J. y Montes, D. 2011. Hongos formadores de micorrizas arbusculares: una Alternativa biológica para la sostenibilidad de los Agroecosistemas de praderas en el caribe colombiano *Rev. Colombiana Cienc. Anim.* 3(2).2011.

Peterson, L.; Massicote, H.; Melville, L. 2004. *Mycorrhizas: Anatomy and cell biology*. Ottawa: NRC Research press, 173. 2004.

Read, D. 1999. The state of the art. En: *Mycorrhiza* 2nd. (A. Varma y B. Hock, eds.). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. Consultado: 13 de septiembre de 2022. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-03779-9_1.

Reyes, I. 2011. La micorriza arbuscular (MA) centro de la rizosfera: comunidad microbiológica dinámica del suelo. *Revista Contactos*. Consultado: 17 de septiembre de 2022. <http://www2.izt.uam.mx/newpage/contactos/revista/81/pdfs/micorriza.pdf>.

Rivillas, C. 2003. Las Micorrizas Arbusculares en el cultivo del café. En: *Enfermedades del cafeto en Colombia*. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Centro Nacional de Investigaciones de Café. Editores: Luis Fernando Gil Vallejo; Bertha Lucía Castro Caicedo; Gabriel Cadena Gómez. Colombia. P 64-74.

Rincón, G.; Quiñones, E.; Montoya, A.; López, L.; Hernández, L. 2012. Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares de suelos de *Agave cupreata* Trel y Bergeren Michoacán. En: Blanco, F.; Bravo, A.; Hernández, J.; Lara, A.; Magallanes, R.; Méndez, S.; Valdez, R. (Coords.). *Tópicos edafológicos de actualidad*. 1a edición. Universidad Autónoma de Zacatecas. Zacatecas, México. 11-15 pp.

- Rivillas, C.; Calle, C.; Ángel, C.** 2012. Aplicación de ciencia, tecnología e innovación en el cultivo del café ajustado a las condiciones particulares del Huila. Cuaderno 3. 79 p.
- Rodríguez, V.; Soto, A.; Pérez, J.; Negreiros, P.** 2011. Los hongos micorrízicos arbusculares y su implicación en la producción y manejo de especies neotropicales forestales, con énfasis en meliáceas Interciencia. Consultado: 3 de octubre de 2022. <https://www.redalyc.org/pdf/339/33921395002.pdf>.
- Romero, J.** 2015. Las micorrizas arbusculares: alternativa como biofertilizante para la conservación de la microbiota nativa de suelos colombianos. Bogotá. Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes. 70 p.
- Ruscitti, M.; y Saparrat, M.** 2019. Micorrizas Arbusculares: Biología y Aplicaciones en el Sector Agro-Forestal. Capítulo 2. ¿Cómo se establece la simbiosis? Consultado: 19 de septiembre de 2022. https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/145772/CONICET_Digital_Nro.d00873bd-f602-4d0e-b669-f48af868bdf3_B.pdf?sequence=8&isAllowed=y.
- Safir, G.; Duniway, J.** 1991. Evaluation of plant response to colonization by vesicular – arbuscularmycorrhizal fungi, environmental variables. En: SCHENCK, N. C. Methods and Principles of mycorrhizal research. Florida: Third printing, APS, Press, 1991. p. 78.
- Saparrat, M.; Ruscitti, M. y Arango, M.** 2020. Micorrizas arbusculares. Biología y aplicaciones en el sector agro-forestal. Buenos Aires. Universidad de la Plata. Consultado: 12 de septiembre de 2022. https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/145772/CONICET_Digital_Nro.d00873bd-f602-4d0e-b669-f48af868bdf3_B.pdf?sequence=8&isAllowed=y.
- Smith, S. y Read, D.** 2008. Mycorrhizal Symbiosis. 3ra edición. New York. Academic Press. Consultado: 19 de octubre de 2022. <https://www.agrifs.ir/sites/default/files/Sally%20E.%20Smith,%20David%20J.%20Read%20Mycorrhizal%20Symbiosis%20%202008.pdf>
- Symborg.** 2022. ¿Qué son las Micorrizas? Consultado: 9 de octubre de 2022. <https://symborg.com/es/que-son-las-micorrizas/>.
- Trappe, J.** 1994. What is a mycorrhiza? Proceedings of the Fourth European Symposium on Mycorrhizae. En: Johnson, N.; Graham, J.; Smith, F. (1997). Functioning of mycorrhizal association along the mutualism parasitism continuum. New Phytologist. Consultado: 16 de agosto de 2022. <https://www.jstor.org/stable/2558989>.
- Vacacela, V. (s.f).** Tipos de micorrizas. Universidad de Pinar del Río “HnosSaíz Montes de Oca” Facultad de Forestal y Agronomía Carrera Agronomía. Consultado: 08 de agosto de 2022. <https://www.monografias.com/trabajos-pdf2/tipos-micorrizas/tipos-micorrizas.pdf>.
- Valdés, F.; Abarca, C.; Colombo, R.; Silvani, V.** 2020. CAPÍTULO 1. Introducción y generalidades. En: Micorrizas Arbusculares: Biología y Aplicaciones en el Sector Agro-Forestal. Coordinadores:
- Vodnik, D., Grcman, H., Macek, I., Van, J., Elteren, J. T., y Kovacevic, M.** 2008. The contribution of glomalin-related soil protein to Pb and Zn sequestration in polluted soil. Science of the Total Environment, 392, 130–136.
- Zangaro, W., Nishidate, F., Camargo, F., Romagnoli, G., y Vandressen, J.** 2005. Relationships among arbuscularmycorrhizae, root morphology and seedling growth of tropical native woody species in southern Brazil. J. Trop. Ecol. 21: 529-540.

